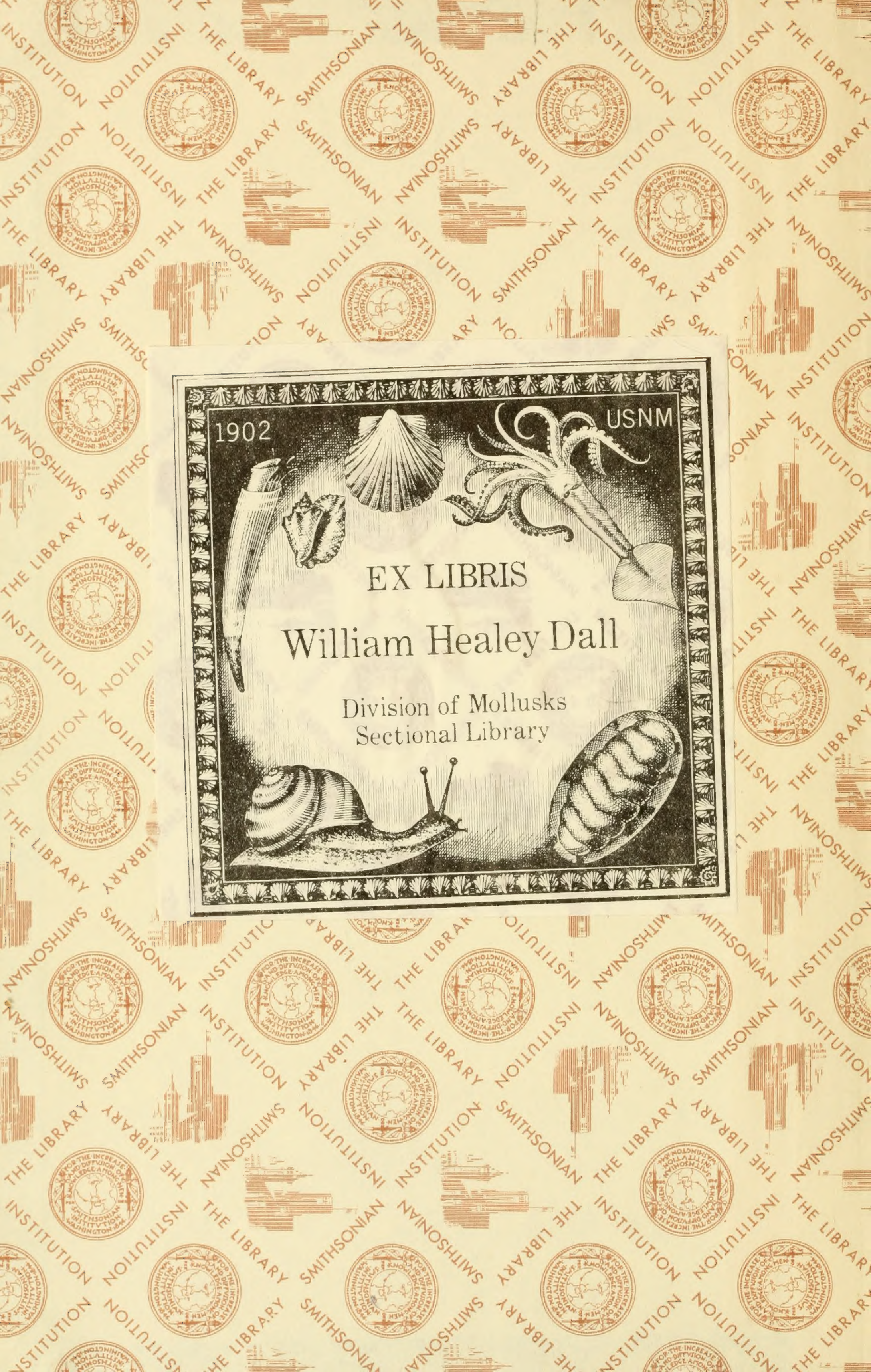
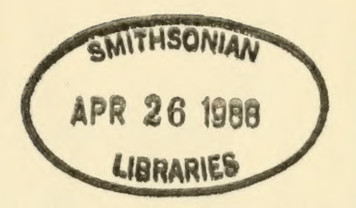

1902
USNM
EX LIBRIS
William Healey Dall
Division of Mollusks
Sectional Library




SMITHSONIAN
APR 26 1988
LIBRARIES

7e Série. T. XLVII Fascicule 1

BULLETIN SCIENTIFIQUE

DE LA FRANCE

ET DE LA BELGIQUE

FONDÉ PAR

ALFRED GIARD,

ET CONTINUÉ PAR

L. BLARINGHEM (PARIS),
G. BOHN (PARIS),
M. CAULLERY (PARIS),
CH. JULIN (LIÈGE).
F. MESNIL (PARIS),
P. PELSENEER (GAND),
CH. PÉREZ (PARIS),
ET. RABAUD (PARIS).

L'ADAPTATION DES GASTROPODES AU PARASITISME

PAR

CLÉMENT VANEY.

LONDRES,
DULAU & Co
oho-Square, 37.

PARIS,
Laboratoire d'Évolution des Êtres organisés,
3, rue d'Ulm.
Paul KLINCKSIECK, rue Corneille, 3.

BERLIN,
FRIEDLÄNDER & SOHN
N.-W. Carlstrasse, 11

Sorti des presses le 20 Mai 1913)

BULLETIN SCIENTIFIQUE
DE LA FRANCE ET DE LA BELGIQUE.

QUARANTE-SEPTIÈME VOLUME (1913).

Le *Bulletin scientifique* paraît par fascicules datés du jour de leur publication. Chaque volume grand in-8°, comprenant 4 fascicules, contient 500 pages environ avec des figures dans le texte et des planches.

Sans négliger aucune des parties des sciences biologiques, la Rédaction s'attache surtout à publier des travaux ayant trait à l'Evolution (ontogénie, phylogénie, variation, hérédité). Les recherches relatives à l'éthologie et à la distribution géographique, dans leurs rapports avec la théorie de la Descendance occupent aussi une large place dans le *Bulletin*.

En outre des travaux originaux, chaque fascicule renferme, sous le titre de **Bibliographia Evolutionis,** *des analyses de livres et mémoires récents se rattachant à la théorie de l'évolution ; ces analyses sont paginées à part et constituent chaque année un important recueil de documents avec table analytique.*

Enfin, ce recueil peut être considéré comme le journal de la Station zoologique de Wimereux (Pas-de-Calais), fondée en 1874 par le Professeur A. GIARD.

PRIX DE L'ABONNEMENT A UN VOLUME :

Pour Paris.. **30** fr.
Pour les Départements et l'Étranger............. **32** »

L'abonnement est payable après la livraison du premier fascicule de chaque volume, et sera continué, sauf avis contraire et par écrit.

Le prix des volumes des années écoulées est porté à **35** fr.

SÉRIES ANTÉRIEURES.

1[re] Série. — T. I-IX, 1869-1877. *Bulletin Scientifique historique et littéraire du département du Nord et des pays voisins.*
2[e] Série. — T. X-XVIII, 1878-1887. *Bulletin Scientifique du département du Nord et des pays voisins.*
3[e] Série. — T. XIX-XXI, 1888-1890.
4[e] Série. — T. XXII-XXXI, 1891-1900.
5[e] Série. — T. XXXII-XL, 1901-1906.
6[e] Série. — T. XLI-XLII, 1907-1908.
7[e] Série. — T. XLIII-XLVI, 1909-1913.
} *Bulletin Scientifique de la France et de la Belgique.*

Pour l'achat de volumes, séries ou collections et pour ce qui concerne la Rédaction, s'adresser à la **Rédaction du Bulletin scientifique**

Tous envois d'argent doivent être faits à **M. l'administrateur du Bulletin scientifique.**

} 3, rue d'Ulm, Paris (V[e]).

Les auteurs recevront gratuitement 50 tirages à part. Ils pourront en obtenir un plus gra[nd] nombre au prix de revient. Les exemplaires ne peuvent être mis dans le commerce à moi[ns] de conventions spéciales.

Clément VANEY.

L'ADAPTATION DES GASTROPODES AU PARASITISME.

(Description des genres, Anatomie comparée. Phylogénie, Ethologie).

SOMMAIRE.

INTRODUCTION.

Les Gastropodes présentent toute une série d'exemples d'adaptations diverses : adaptation à la vie pélagique, à la vie parasitaire, à la vie fixée, à la vie terrestre, etc., qui permettent de bien saisir les modifications anatomiques en relation avec les conditions d'existence.

A ce point de vue, l'étude des Gastropodes parasites est des plus intéressantes, car nous connaissons maintenant un certain nombre de formes ectoparasites et endoparasites dont la comparaison nous permet de déduire les modifications dues à un parasitisme de plus en plus accentué.

Déjà, en 1889, SCHIEMENZ avait fait une étude comparée des Gastropodes parasites ; mais à cette époque les connaissances anatomiques sur ce sujet étaient peu étendues : elles se résumaient aux deux genres endoparasites, *Entoconcha* et *Entocolax* et à deux genres ectoparasites, *Thyca* et *Stilifer*. L'*Entoconcha* avait été étudié par J. MÜLLER (1852) et BAUR (1864) et l'*Entocolax* venait d'être décrit par VOIGT (1888). Les cousins SARASIN, au cours de leur voyage à Ceylan, avaient pu examiner une *Thyca* et un *Stilifer*. C'est à l'aide de ces quelques données que SCHIEMENZ indiqua les relations existant entre ces diverses formes de Gastropodes et qu'il montra, par toute une série de types hypothétiques dérivés de *Thyca,* comment l'on devait envisager le passage des Gastropodes ectoparasites aux Gastropodes endoparasites. Cette conception lui permit de rectifier certaines erreurs d'interprétation commises par VOIGT dans la description de l'*Entocolax.*

Le *Gasterosiphon,* découvert en 1902 par KŒHLER et VANEY, est venu confirmer l'opinion de SCHIEMENZ : c'est un véritable représentant de ces termes de transition entre les Gastropodes ectoparasites et les Gastropodes endoparasites, mais cette forme se rattache aux *Stilifer* et ne dérive pas des *Thyca,* comme SCHIEMENZ l'avait présumé.

Les travaux de KÜKENTHAL (1897), de SCHEPMAN et NIERSTRASZ (1909), de KŒHLER et VANEY (1908, 1912), de ROSEN (1910), d'HEATH (1910) et de PELSENEER (1912) apportèrent de nouvelles contributions aux Gastropodes ectoparasites et en multiplièrent le nombre des genres connus. Tous ces faits concourent à démontrer que les Gastropodes ectoparasites ont une origine polyphylétique.

En 1902, M[lle] BONNEVIE fit une description très complète de l'anatomie et du développement de l'*Enteroxenos*, espèce la plus profondément modifiée parmi les Gastropodes endoparasites actuellement connus et dont il représente le terme le plus dégradé.

Toutes ces données sur les Gastropodes parasites sont disséminées dans une série de mémoires. Il nous paraît intéressant de les résumer et d'en faire la synthèse. Dans cet exposé nous délaisserons les Gastropodes simplement adhérents à un hôte comme l'*Hipponyx australis* que KÜKENTHAL (1897) a observé sur les baguettes d'un *Cidaris* et nous n'envisagerons que les espèces franchement parasites dont l'anatomie nous est connue (1). Nous passerons progressivement des formes à ectoparasitisme faible aux espèces très dégradées par l'endoparasitisme, en nous servant de toute une série de types de transition qui vivent plus ou moins enfoncés dans leur hôte. Dans cette revision nous envisagerons surtout l'anatomie comparée des Gastropodes parasites, mais avant d'entrer dans l'étude détaillée de chacun des genres il nous paraît utile de jeter un coup d'œil d'ensemble sur les diverses formes.

Les Gastropodes parasites se divisent en ectoparasites et en endoparasites, qui se distinguent les uns des autres non seulement par leur mode de vie mais encore par des caractères morphologiques bien nets.

Les Gastropodes endoparasites sont vermiformes ; ils ne présentent plus de masse viscérale spiralée et ils sont dépourvus de coquille. Ils ne comprennent que les trois genres *Entocolax*, *Entoconcha* et *Enteroxenos*, qui ont été groupés dans une même famille, celle des Entoconchidées.

---

(1) Pour les autres espèces nous renvoyons à la révision critique faite par NILS ROSEN (1910). Nous délaisserons les genres *Stylina* FLEMING, *Robillardia* SMITH et *Styliferina* A. ADAMS dont l'anatomie est insuffisamment connue.

Les Gastropodes ectoparasites renferment un plus grand nombre de genres ; tous ont encore un tortillon viscéral bien net recouvert d'une coquille. D'après la forme de cette coquille, les ectoparasites actuellement connus se répartissent dans les deux séries suivantes : les formes à coquille en bonnet phrygien appartenant au genre *Thyca* et les formes à coquille turriculée. Parmi ces dernières on doit immédiatement mettre à part les espèces à coquille hétérostrophe qui appartiennent aux Pyramidellidées ; elles ont été découvertes récemment par PELSENEER (1912) et parasitent d'autres Mollusques. Les autres espèces à coquille turriculée sont parasites d'Échinodermes et se rangent dans la famille des Eulimidées, quoique dernièrement ROSEN (1910) ait proposé de les répartir, en grande partie, dans deux nouvelles familles : les Stiliféridées et les Turtoniidées.

Entre ces deux séries bien distinctes, que SCHIEMENZ avait su rattacher l'une à l'autre d'une façon si ingénieuse par des formes hypothétiques, se place maintenant une véritable espèce de transition, le curieux *Gasterosiphon*. Le *Gasterosiphon* a la situation et l'aspect externe d'un endoparasite, mais il possède encore un tortillon viscéral nettement spiralé qui reste en relation directe avec l'extérieur et qui est dépourvu de coquille.

Si le *Gasterosiphon* doit être envisagé comme une forme intermédiaire entre les Gastropodes ectoparasites et les Gastropodes endoparasites, nous devons ranger tout à fait à part le genre *Ctenosculum,* dont la symétrie bilatérale le rapproche des Aspidobranches et le sépare de toutes les autres formes décrites qui doivent être considérées comme des Pectinibranches parasites. Le mode de parasitisme du *Ctenosculum* est bien spécial. Comme un endoparasite il est plongé dans la cavité générale de son hôte et probablement des échanges osmotiques, au moins respiratoires, doivent se produire entre lui et son hôte. Cependant le *Ctenosculum* ne peut pas être considéré comme un véritable endoparasite, puisqu'il continue à prendre sa nourriture directement au dehors.

A part le *Ctenosculum,* dont le parasitisme est bien spécial, nous groupons dans le tableau suivant les différents genres de Gastropodes parasites, dont nous étudierons plus loin l'anatomie, en les classant d'après le degré de parasitisme.

	Familles.	Genres.
I. — Gastropodes ectoparasites..........	A) Capulidées.....	*Thyca.*
	B) Pyramidellidées.	*Odostomia.*
		Angustispira.
	C) Eulimidées.....	*Eulima.*
		Pelseneeria.
		Megadenus.
		Mucronalia.
		Stilifer.
II. — Genre de transition entre les G. ecto-parasites et les G. endoparasites.	C) Eulimidées.....	*Gasterosiphon.*
III. — Gastropodes endoparasites [1].....	D) Entoconchidées.	*Entocolax.*
		Entoconcha.
		Enteroxenos.
IV. — Genre à parasitisme spécial.......	Aspidobranches (?).	*Ctenosculum.*

Nous examinerons successivement ces divers genres en suivant l'ordre indiqué dans ce tableau. Nous insisterons surtout sur les particularités anatomiques. Après les descriptions détaillées des différents genres de Gastropodes parasites, il sera intéressant d'en faire l'anatomie comparée pour rechercher les modifications dues au parasitisme et établir leurs affinités. Dans des chapitres spéciaux, nous étudierons le mode de pénétration de ces parasites dans leur hôte et les modifications qu'ils produisent.

---

[1] On doit rattacher à ces endoparasites le nouveau genre *Asterophila* récemment décrit par Mlle Randall et M. Heath et qui n'appartient pas à la famille des Entoconchidées.

I. DESCRIPTION DES DIFFERENTS GENRES DE GASTROPODES PARASITES.

I. *GASTROPODES ECTOPARASITES.*

A) Famille des CAPULIDÉES.

Genre **Thyca** ADAMS.

Ce sont les frères ADAMS, qui, en 1853, ont établi, dans la famille des Capulidées, le nouveau genre *Thyca.* Celui-ci comprenait deux espèces précédemment décrites comme parasites d'Etoiles de mer: la *Thyca crystallina* GOULD et la *Thyca astericola* ADAMS et REEVE trouvée sur une Stelléride de la mer de Sooloo.

Les cousins SARASIN recueillent à Ceylan, en 1886, une troisième espèce, la *Thyca ectoconcha* vivant dans la gouttière ambulacraire de la *Linckia multiforis.* Cette nouvelle espèce est de petite taille et n'a que 3 mm. de longueur; sa coquille, très renflée, présente à la surface un grand nombre de côtes dont chacune se renfle en une série de petites tubérosités.

KÜKENTHAL (1897) retrouva la *Thyca crystallina* fixée sur la *Linckia miliaris* LINCK, espèce Ed'toile de mer de couleur bleuâtre très fréquente à Ternate. Dans le type de KÜKENTHAL, la coquille avait 12 mm. de longueur, 8 mm. de plus grande largeur et 6 mm. de hauteur.

Sur la même Etoile de mer, KÜKENTHAL trouva une autre forme de Thyca, la *Thyca pellucida*, à coquille très transparente et de plus petites dimensions que la précédente: elle n'a que 4 mm.de longueur pour une largeur de 3 mm.

Les *Thyca crystallina* et *pellucida* ont toutes deux une coquille conique très surbaissée, dont la surface externe est ornée de côtes longitudinales saillantes et présentant de distance en distance des nodosités perliformes souvent très prononcées.

Les caractères, qui séparent ces deux espèces l'une de l'autre, sont d'ailleurs peu importants et difficiles à saisir, surtout si l'on tient compte, comme le constatent SCHEPMAN et NIERSTRASZ (1909), de la grande variabilité des caractères présentés par les formes jeunes de *Thyca crystallina* recueillies par le «Siboga».

KŒHLER et VANEY (1912) ont décrit une nouvelle espèce de *Thyca*, la *Thyca stellasteris,* qui vit fixée sur les plaques marginales de *Stellaster equestris* RETZIUS provenant de l'Océan Indien et appartenant au Musée de Calcutta. Ces *Thyca* sont en général accolées aux plaques marginales ventrales. Cette espèce présente un dimorphisme très marqué: les femelles atteignent 6 mm. de hauteur, tandis que les mâles sont près de trois fois plus petits, car ils ne mesurent que 2 mm.5 (Fig. 1).

La coquille de *Thyca stellasteris* ne présente extérieurement que de nombreuses stries longitudinales sans aucune nodosité. Son sommet est fortement enroulé et déjeté à droite et donne à la coquille plutôt l'aspect d'une corne de bélier que d'un bonnet phrygien.

Les *Thyca ectoconcha*, *T. pellucida* et *T. stellasteris* présentent à leur apex une petite coquille embryonnaire, très développée chez les deux dernières espèces. Cette coquille embryònnaire est déjetée sur le côté ventral chez *Thyca pellucida*; elle est disposée dans le sens transversal chez la *T. stellasteris*.

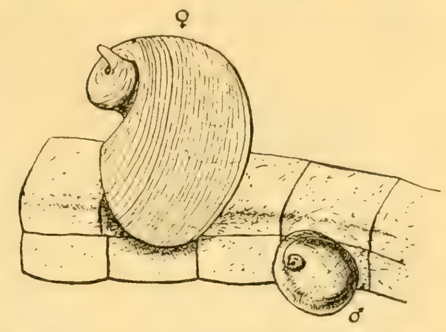


Fig. 1. — Dimorphisme sexuel de *Thyca stellasteris* Kœhler et Vanèy.

Ces diverses *Thyca* se séparent plus ou moins facilement de leur hôte; cependant quelquefois cette séparation ne peut se faire sans que le parasite soit endommagé. Examinées sur la face ventrale, ces *Thyca* présentent toutes un « disque de fixation » (*d*) circulaire que les Sarasin désignent comme « pseudopied ». Ce disque de fixation apparaît parfois comme une sorte de ventouse circulaire ayant en son centre l'ouverture buccale. Chez la *T. stellasteris* (Fig. 2), la bouche est entourée par un petit rebord circulaire; mais chez la *T. ectoconcha* (Fig. 3) et *T. pellucida* (Fig. 4), l'ouverture buccale est portée au sommet d'une trompe conique assez développée. La *T. pellucida* a un museau cylindrique placé en avant du centre du disque et l'ouverture buccale est dirigée en avant. La trompe est très grande chez la *T. crystallina* (Fig. 5), surtout dans le jeune âge, où elle s'accroît de plus en plus pendant un certain

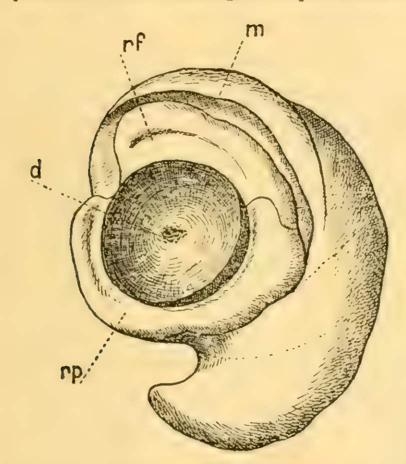


Fig. 2. — *Thyca stellasteris*, face ventrale (d'après Kœhler et Vaney).

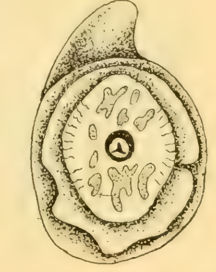


Fig. 3. — *Thyca ectoconcha* (d'après P. et F. Sarasin).

temps ; puis elle subit un arrêt dans son développement tandis que le reste du corps continue à s'accroître. Cette trompe peut être plus grande que la hauteur du corps et même chez certaines jeunes *Thyca*, elle atteint deux fois cette hauteur.

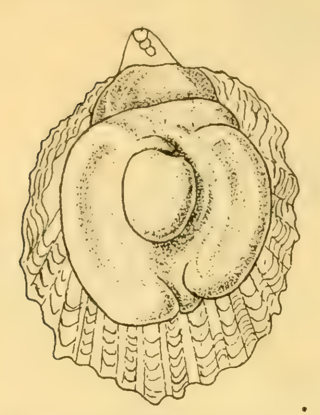


Fig. 4. — *Thyca pellucida* (d'après Kükenthal).

En se basant sur certains caractères anatomiques et sur la situation de la trompe en avant du disque, *Thyca pellucida* est considérée comme l'espèce la plus primitive du genre. La position centrale de la trompe dans le disque serait une modification secondairement acquise par les autres espèces. Chez la forme primitive, *T. pellucida*, le disque de fixation ou pseudopied présente trois lobes : un impair petit et situé en avant et deux latéraux très saillants (Fig. 4). Ces trois lobes devaient correspondre à des parties primitivement bien séparées, dont la fusion ici serait encore incomplète alors qu'elle est parfaite chez les autres *Thyca* où le disque n'offre plus aucune subdivision (Fig. 2, 3 et 5). Le disque de fixation ou pseudopied est donc un organe complexe : la portion antérieure impaire est d'origine céphalique et les parties latérales sont des expansions pédieuses.

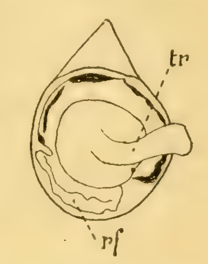


Fig. 5. — *Thyca crystallina* (d'après Nierstrasz).

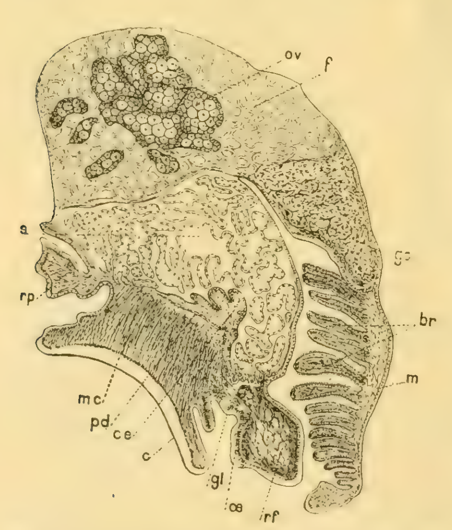


Fig. 6. — Coupe longitudinale d'une femelle de *Thyca stellasteris* (d'après Kœhler et Vaney).

A la face dorsale du disque de fixation, on trouve (Fig. 2), en

avant, un repli frontal ou tentaculaire (*rf*), qui est parfois déjeté sur le côté et, en arrière, un repli postérieur ou pédieux (*rp*).

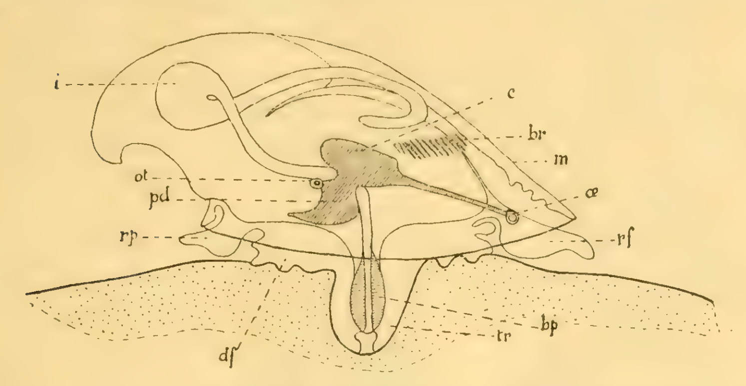


Fig. 7. — Coupe longitudinale schématique de *Thyca ectoconcha* (d'après P. et F. Sarasin).

Le repli tentaculaire ou lobe frontal renferme des yeux (*œ*), dont la situation est variable. Ils sont superficiels chez *T. pellucida* et *T. ectoconcha* (Fig. 7), tandis qu'ils sont inclus dans le tissu conjonctif chez la *T. stellasteris* (Fig. 6). Cette dernière espèce et probablement *T. pellucida* possèdent une fossette glandulaire (*gl*), située sur la face ventrale du lobe frontal.

Les Sarasin avaient admis que le repli pédieux était un pied très réduit. Kükenthal et Nierstrasz le considèrent comme correspondant seulement au métapodium (*mp*, Fig. 10). Nierstrasz a même trouvé sur le bord de ce repli de *T. crystallina* une sécrétion desséchée ayant l'aspect de la corne et rappelant un opercule. Dans la *T. stellasteris,* on retrouve cette aire operculaire actionnée par des muscles spéciaux mais, en avant et

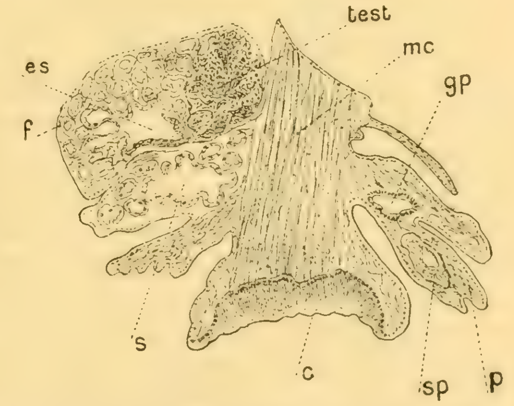


Fig. 8. — Coupe longitudinale d'un mâle de *Thyca stellasteris* (d'après Kœhler et Vaney).

sur la face ventrale du repli, existent (Fig. 8) une glande pédieuse proprement dite (*gp*) et une glande suprapédieuse (*sp*). La présence de ces deux glandes montre qne le repli pédieux correspond à la plus grande partie du pied. Kœhler et Vaney ont signalé que le repli pédieux et le repli frontal ou tentaculaire ont des relations étroites entre eux et avec le disque de fixation. Dans la fig. 5 du mémoire des Sarasin on retrouve à droite une certaine continuité entre les replis cutanés céphalique et pédieux, qui entourent le pseudopied.

Les coupes montrent que le disque de fixation est occupé en grande partie par le muscle columellaire (*mc*, Fig. 6), qui s'attache d'une part à la base du disque et d'autre part à la face interne de la coquille où il se dispose en fer à cheval.

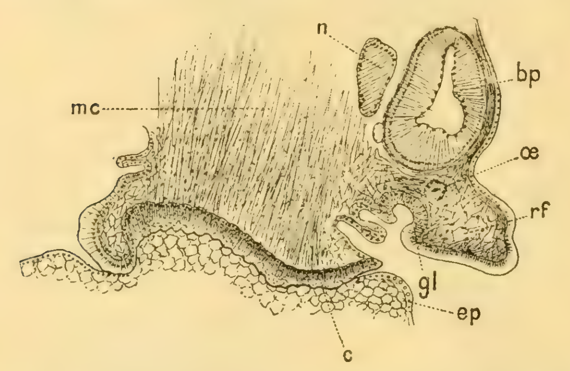


Fig. 9. — *Thyca stellasteris*; coupe longitudinale de la région antérieure et ventrale montrant les rapports avec l'hôte (d'après Kœhler et Vaney).

Le disque et la trompe s'engagent dans les tissus de l'hôte et servent à la fixation du parasite. Nierstrasz signale que, chez *T. crystallina*, la face ventrale du disque renferme un épithélium riche en éléments glandulaires dont la sécrétion servirait à la fixation : Kœhler et Vaney n'ont trouvé chez la *T. stellasteris* qu'une épaisse production cuticulaire (*c*, Fig. 9), limitée du côté externe par une mince cuticule plissée et continue. Les éléments épithéliaux sont groupés à la base de ces productions anhistes.

La cavité palléale s'ouvre en avant et s'étend parfois très en arrière. Elle renferme dans son intérieur une branchie pectinée (*br*, Fig. 6). On n'a pas signalé de glande hypobranchiale.

Dans une coupe longitudinale de *Thyca* (Fig. 6 et 7), les organes viscéraux se répartissent, en général, sur deux étages : un inférieur, renfermant la portion antérieure du tube digestif, les masses ganglionnaires nerveuses et les glandes salivaires dont les replis

très nombreux ont été parfois confondus avec ceux du foie. Dans l'étage supérieur se trouvent localisées les glandes génitales et la portion terminale du tube digestif : estomac et intestin entourés par les nombreux diverticules du foie.

L'appareil digestif possède un bulbe pharyngien (*bp*) ; il est dépourvu de radula et il présente de grandes variations au point de vue de la situation du bulbe pharyngien et de la structure de l'estomac.

La *T. pellucida* et la *T. stellasteris* (Fig. 9) ont un bulbe pharyngien placé à l'intérieur du corps. Chez *T. ectoconcha* (Fig. 7), ce bulbe est situé dans la partie saillante de la trompe, enfin chez *T. crystallina* (Fig. 10), la trompe est longue, à parois minces, et elle présente à son extrémité libre un bulbe pharygien faisant immédiatement suite à la bouche. Cette longue trompe peut devenir turgescente, car elle renferme un tissu conjonctif très lacuneux.

Le bulbe a une paroi musculaire bien développée formée surtout de fibres musculaires transversales. Ces dernières par leur contraction font jouer au bulbe le rôle d'une pompe aspirante qui entraîne par succion une certaine quantité de sang de l'hôte. NIERSTRASZ a aussi trouvé, fixés à l'entrée de la trompe d'une jeune *T. crystallina*, des filaments musculaires d'Etoile de mer.

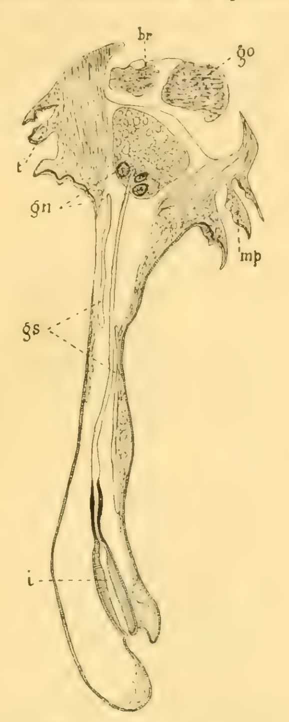


FIG. 10. — Coupe longitudinale de *Thyca crystallina* (d'après NIERSTRASZ).

Au sommet du bulbe débouchent une paire de glandes salivaires (*gs*), parfois très développées, dont les nombreuses ramifications, terminées en cœcum, entourent l'œsophage. La sécrétion de ces glandes a probablement une action dissolvante sur le calcaire enfermé dans les téguments de l'hôte.

Au bulbe fait suite un œsophage, qui traverse la cloison séparant le premier étage viscéral du second et débouche dans un estomac en relation avec le foie. Le tube digestif se termine par un intestin plus ou moins développé, qui s'ouvre par l'anus dans la cavité palléale.

On observe une telle disposition chez la *T. ectoconcha*, où il existe une boucle intestinale, ainsi qu'un estomac et un foie bien différenciés. On constate une réduction de l'intestin chez la *T. stellasteris*, où, de plus, les parois de l'estomac sont en relation intime avec les lobes du foie. NIERSTRASZ signale chez *T. crystallina* une grande réduction du tube digestif et du foie. Il aurait été intéressant de connaître la constitution de l'appareil digestif de l'espèce primitive *T. pellucida*, afin de bien saisir l'importance de la réduction du tube digestif chez les autres espèces.

On a peu de renseignements sur l'appareil circulatoire et l'appareil excréteur, qui paraissent normaux. Le cœur est enfermé dans un péricarde et possède un ventricule et une oreillette; dans son voisinage existent, chez *T. stellasteris*, de nombreuses lacunes sanguines. Dans cette espèce l'appareil excréteur paraît peu développé.

Le système nerveux est très condensé et constitue une masse nerveuse ganglionnaire que traverse l'œsophage. Quoique très rapprochés, ces ganglions montrent la disposition typique du triangle latéral, et l'on distingue parfois la torsion de la commissure viscérale. Il se différencie quelquefois un ganglion buccal ou de la trompe, qui est en relation avec les ganglions cérébroïdes. Contre les ganglions pédieux (*pd*) sont placés une paire d'otocystes (*ot*, Fig. 7) renfermant chacun un seul gros otolithe. Les yeux (*œ*) présentent un cristallin obturant l'ouverture d'une cupule rétinienne, dont la paroi est fortement pigmentée.

Les glandes génitales n'ont été étudiées que chez *T. stellasteris*, qui présente un dimorphisme très marqué. L'individu mâle est trois fois plus petit que la femelle, il est aussi fixé à l'hôte. De jeunes mâles sont parfois abrités sous des femelles de grande taille.

Les femelles (Fig. 6) ont un ovaire (*ov*), qui occupe la majeure partie du deuxième étage viscéral. Cette glande génitale est formée par de nombreux acini très rapprochés les uns des autres surtout dans la région ventrale du tortillon. Les œufs sont chargés de plaquettes vitellines et arrivent dans un oviducte où débouche un réservoir spermatique bourré de spermatozoïdes, même chez des femelles jeunes. Ce n'est que chez de très petites femelles que ce réservoir spermatique est vide et présente nettement une paroi épithéliale. A la suite du canal du réservoir spermatique, l'oviducte reçoit la sécrétion d'une glande coquillière à parois très épaisses et constituées par une série de cryptes glandulaires. Les femelles s'accouplent

avant leur complète maturité sexuelle et la paroi du réservoir spermatique paraît ensuite subir une dégénérescence.

Les mâles (Fig. 8) se distinguent des femelles non seulement par la taille, mais encore par quelques différences anatomiques. Leurs ganglions nerveux sont relativement plus développés que chez les femelles, leur tube digestif est plus réduit et possède des glandes salivaires moins ramifiées. Le deuxième étage de la région viscérale est surtout occupé par l'ensemble des follicules testiculaires (*test*), qui sont en relation avec un spermiducte se renflant en un réservoir spermatique et qui s'ouvre à l'extérieur à la base d'une gouttière spermatique placée sur la face externe d'un pénis allongé et à extrémité distale renflée. Ce pénis renferme dans son intérieur des fibres musculaires et un tissu lacuneux.

Quoique les individus mâles et femelles soient tous deux parasites au même degré, les exemplaires femelles paraissent plus évolués que les mâles, leur organisation étant plus modifiée.

Toutes ces *Thyca* représentent des Gastropodes ectoparasites à caractères bien particuliers. Ils appartiennent très probablement aux Capulidées et, comme ces derniers, ils sont unisexués ; mais ils possèdent un organe de fixation spécial, le « pseudopied » ou « disque de fixation », dont il est difficile d'indiquer l'origine. Il ne dérive sûrement pas du velum, comme les SARASIN l'avaient admis, puisqu'il entoure complètement la trompe. Nous ne pensons pas qu'il dérive de la plus grande partie du pied, comme l'indiquent KÜKENTHAL et NIERSTRASZ. Nous admettons que ce disque de fixation provient de la soudure plus ou moins complète d'une partie antérieure impaire d'origine céphalique avec deux expansions latérales de la partie antérieure du pied. Notre opinion est basée sur ce que, chez *T. stellasteris*, les glandes pédieuses existent encore dans le repli pédieux, c'est-à-dire dans la portion du pied placée en arrière du disque.

Peut-être les expansions latérales pédieuses qui constituent la plus grande partie du disque correspondent-elles à l'organe en fraise que LACAZE-DUTHIERS (1901) a signalé chez le cabochon (*Capulus hungaricus* LINN.) ?

Malgré nos connaissances anatomiques incomplètes sur les différentes espèces de *Thyca*, nous pouvons conclure que l'ensemble des formes connues de ce genre ne constitue pas une série linéaire unique montrant par toute une succession de types les modifications progressives dues au parasitisme.

D'après la structure du pseudopied et la situation de la trompe, *Thyca pellucida* paraît être actuellement la forme la plus primitive.

Par contre, *Thyca crystallina*, avec l'énorme développement de sa trompe et la régression très grande du tube digestif et du foie, représente l'espèce la plus modifiée par le parasitisme.

Thyca ectoconcha et *T. stellasteris* semblent occuper une place intermédiaire entre ces deux types extrêmes.

En se basant sur la structure du pied, le classement des espèces de *Thyca* est différent. *T. pellucida*, ne présentant aucune glande pédieuse (Kükenthal), a un pied plus réduit que celui de *T. stellasteris*, qui possède encore deux glandes pédieuses.

Il en serait de même si l'on tenait compte exclusivement de l'appareil digestif. *Thyca pellucida* a une trompe qui n'existe pas chez *T. stellasteris*. *T. ectoconcha* est pourvue d'une trompe massive et a un tube digestif peu modifié, tandis que *T. stellasteris* n'a pas de trompe et a un estomac réduit.

Il est donc impossible de ranger les *Thyca* en une série unique, qui montrerait d'une part une dégradation progressive de certains organes (pied, appareil digestif, etc.) et, d'autre part, l'accroissement successif d'autres organes (trompe, disque de fixation, par exemple).

Il serait intéressant d'étudier un plus grand nombre de ces *Thyca* ou de Capulidées parasites, afin de bien établir quel est le degré de parasitisme atteint par ces formes.

B) Famille des PYRAMIDELLIDÉES.

Genres : **Odostomia** Fleming et **Angustispira** Pelseneer.

Certaines *Odostomia* avaient été signalées par Fischer comme des commensaux externes de Lamellibranches, parce qu'ils se trouvaient généralement à la surface des expansions en oreille des coquilles de *Pecten*. Pelseneer considère ce fait comme accidentel, car il ne l'a jamais observé et les diverses espèces d'*Odostomia* vivantes qu'il a recueillies se trouvaient toujours sous des pierres. De telle sorte que le commensalisme des Pyramidellidées était jusqu'à présent des plus contestable. Tout récemment, Pelseneer (1912) décrit deux nouvelles espèces de Gastropodes parasites de Lamellibranches provenant du district côtier de l'Asie méridionale. Toutes deux possèdent une coquille turriculée à sommet hétérostrophe (Fig. 11) et à tours inférieurs renflés ; elles sont pourvues d'un opercule paucispiré et appartiennent sans aucun doute à la famille des Pyramidellidées.

L'une, *Odostomia tellinæ* Pelseneer, a 4 mm. de hauteur ; elle est fixée sur la face interne du manteau d'une Telline de la mer de Chine. L'autre, *Angustispira*

spengeli PELSENEER, (Fig. 12) que ce savant considère comme le type d'un nouveau genre, était fixée sur la surface interne du manteau d'une jeune *Meleagrina margaritifera*. Les leux individus trouvés de cette dernière espèce ont 6mm, 5 de hauteur et ont une coquille globuleuse à tours croissant rapidement après le quatrième ; les premiers tours forment une pointe saillante.

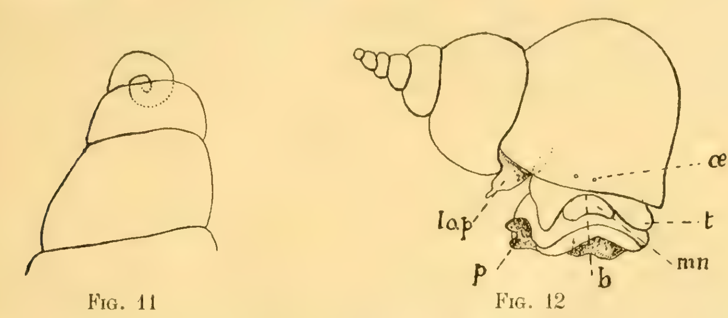


FIG. 11 FIG. 12

FIG. 11 — Sommet de la coquille d'*Odostomia tellinæ* montrant le nucléus hétérostrophe (d'après PELSENEER).

FIG. 12. — *Angustipira spengeli* (d'après PELSENEER).

Ces deux espèces de Pyramidellidées parasites sont pourvues d'un trompe suceuse invaginable pouvant s'enfoncer jusque dans les sinus veineux sous-tégumentaires de leur hôte. Elles ne possèdent ni radula, ni renflement œsophagien.

Leur tête porte deux tentacules aplatis (*t*), pourvus le long de leur bord externe d'un sillon cilié. A la base de ces tentacules sont deux yeux sessiles (*œ*) peu éloignés l'un de l'autre.

Entre le pied (*p*) et l'ouverture buccale (*b*) se trouve une saillie ou mentum (*mn*) légèrement échancrée en avant et présentant dans sa masse un cœcum médian s'ouvrant sur son bord antérieur.

Le pied possède lui-même, dans sa partie antérieure, une grosse glande muqueuse, qui vient déboucher par un fin canal dans le cœcum du mentum.

Le manteau présente à sa partie ventrale, du côté droit, un lobe palléal inférieur (*lap*).

La glande génitale est logée dans les premiers tours du tortillon viscéral. Elle est uniformément hermaphrodite sans région mâle et femelle distincte, exactement comme chez les *Odostomia* libres qui ont déjà été étudiées. Le conduit génital est unique, il est pourvu de glandes accessoires et débouche à l'extérieur par un seul orifice génital situé au-dessous du tentacule droit. Il n'existe pas de pénis.

Le système nerveux est chiastoneure et à ganglions cérébraux juxtaposés. Chaque otocyste renferme un otolithe.

La ponte de ces deux parasites est fixée sur le bord interne du manteau de l'hôte. Celle d'*Angustispira spengeli* est formée de nombreux œufs globuleux, agglomérés en une masse claviforme plus ou moins régulière et placée sur la face interne de la valve inférieure de la Méléagrine.

C) Famille des EULIMIDÉES.

Cette famille comprend toute une série de genres adaptés au parasitisme.

La plupart des *Eulima* sont libres, pourtant quelques formes sont franchement parasites et sont fortement fixées à leur hôte. D'autres genres ne comprennent que des espèces parasites, ce sont les genres *Mucronalia*, *Megadenus*, *Stilifer* et *Gasterosiphon*, auxquels il convient d'ajouter le genre *Pelseneeria* que Rosen considérait comme devant constituer avec son genre *Turtonia* une nouvelle famille, celle des Turtoniidées. En étudiant le genre *Pelseneeria* nous indiquerons les raisons qui ne nous permettent pas de nous rallier à l'opinion de Rosen. D'ailleurs si cette séparation était admise, en se basant sur des caractères de même importance, on arriverait aussi à créer une famille spéciale pour chacun des genres *Gasterosiphon* et *Megadenus*. Ces genres si variés et leurs différentes espèces indiquent nettement que l'ensemble de ces formes ne constitue pas une série linéaire qui montre les modifications progressives dues à un parasitisme de plus en plus accentué.

Nous étudierons les divers genres de cette famille d'après l'ordre suivant :

1. — *Eulima*.
2. — *Megadenus*.
3. — *Pelseneeria*.
4. — *Mucronalia*.
5. — *Stilifer*.
6. — *Gasterosiphon*.

Nous remarquerons que la série *Eulima*, *Mucronalia*, *Stilifer* et *Gasterosiphon* montre au point de vue de la formation de certains organes une gradation très nette.

1. Genre **Eulima** Risso.

Les *Eulima* sont des Gastropodes de petite taille à coquille turriculée, lisse et operculée ; leur pied est bien développé.

On recueille sur nos côtes l'*E. polita* qui, ainsi que la plupart des espèces de ce genre, mène une vie libre ; mais certaines formes habitent, en commensales ou en semi-parasites, le tube digestif d'Holothuries ; c'est ainsi que l'*E. distorta* a été trouvée dans l'*Holothuria intestinalis* des côtes de Norwège. Semper (1880) a observé une espèce d'*Eulima* qui vivait dans le tube digestif d'une Holothurie ; grâce à son pied large et aplati, ce Gastropode rampait contre les parois de l'intestin avec une certaine rapidité en se nourrissant très probablement des sucs digestifs de son hôte.

Ce sont ces formes d'*Eulima* semi-parasites, qui ont fait admettre que ce genre devait être considéré comme l'origine de la plupart des Gastropodes parasites à coquille turriculée.

Dans ces dernières années P. Bartsch (1907 et 1909) a décrit deux *Eulima* nettement parasites : l'une, *E. ptilocrinicola* est fixée sur un Crinoïde à tige de grande profondeur, *Ptilocrinus pinnatus* Clark, dragué par l' « Albatross » à 1.588 brasses dans les parages de la Colombie anglaise, l'autre, *Eulima capillastericola,* de petite taille, était située près de la base d'un des bras d'un *Capillaster multiradiata* Linné provenant de Singapour.

Les trois exemplaires de la première espèce avaient leur trompe profondément fixée dans la paroi latérale de leur hôte et quelques Crinoïdes montraient un certain nombre de piqûres probablement faites par l'*E. ptilocrinicola.* Toutes ces formes parasites n'ont été l'objet que d'une simple description externe.

Kœhler et Vaney (1912) viennent d'étudier une nouvelle espèce, l'*Eulima equestris*, qui parasite des *Stellaster equestris* de l'Océan Indien. Elle est fixée sur les plaques marginales dorsales et ventrales et provoque parfois des modifications dans le squelette de son hôte.

Au point de vue anatomique, nous possédons maintenant quelques données comparatives. Nils Rosen (1910) a fourni quelques renseignements sur une forme libre, *E. polita,* et sur une forme parfois commensale ou semi-parasite, *E. distorta* ; Kœhler et Vaney ont étudié l'anatomie d'une forme franchement parasite, l'*E. equestris.*

En comparant l'organisation d'*E. polita* et d'*E. distorta* on trouve des différences telles que l'on se demande s'il n'est pas nécessaire de les séparer génériquement. Toutes deux sont pourvues d'une trompe, mais l'*E. polita* a encore une radula à dents nombreuses et un pharynx très ondulé pourvu de formations glandulaires et d'une forte musculature. L'*E. distorta* se rapproche de formes parasites comme *Megadenus* ; elle ne possède pas de radula et elle présente un pharynx cylindrique, auquel fait suite un œsophage simple qui aboutit à un estomac dont la paroi est constituée en partie de cellules intestinales et de cellules hépatiques. Le tube digestif se termine par un court rectum qui traverse le rein et

s'ouvre dans la région postérieure de la cavité palléale. Cet appareil digestif d'*E. distorta* présente une grande ressemblance avec celui d'un *Megadenus*. Branchie et cœur se rapportent au schéma habituel des Prosobranches. Le système nerveux est très condensé et innerve des yeux normaux et des otocystes avec un otolithe. Le pied est pourvu d'un opercule et renferme deux glandes, l'une postérieure ou glande pédieuse proprement dite et une antérieure que ROSEN considère comme glande marginale et que je rapporte plutôt à une glande suprapédieuse analogue à celle observée chez certains genres de Gastropodes parasites. Les sexes sont séparés.

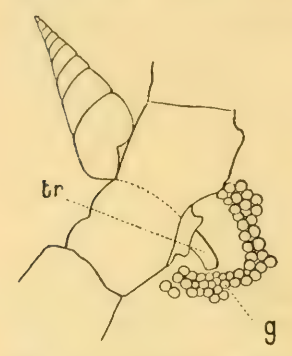


FIG. 13. — *Eulima equestris* dont la trompe s'insinue entre deux plaques marginales et arrive jusqu'au voisinage de la glande génitale (*g*) du *Stellaster*.

L'*E. equestris* va nous fournir un bon exemple d'espèce nettement parasite. Elle est fixée sur le *Stellaster equestris* à l'aide d'une trompe très développée dont la longueur atteint celle du corps et qui, après s'être insinuée entre les plaques marginales de l'Astérie, vient faire saillie dans la cavité générale de l'hôte (Fig. 13). Le corps proprement dit est enfermé dans une coquille conique de 5 mm. de hauteur et de 2 mm. de plus grande largeur. Cette coquille présente une dizaine de tours de spire et son ouverture peut être fermée par un opercule corné et ovale de 2 mm. de plus grand axe. Le tortillon viscéral est localisé dans les quatre derniers tours de spire de la coquille, tandis que les cinq premiers tours, réduits à une mince membrane épithéliale ne recouvrant aucun organe interne, apparaissent comme translucides.

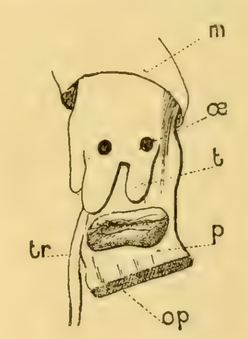


FIG. 14. — Région céphalique et pied d'une *Eulima equestris*(d'après KŒHLER et VANEY).

La trompe (*tr*, Fig. 14) émerge de la région céphalique, qui est pourvue d'une paire de tentacules (*t*) assez longs, à la base desquels sont placés deux yeux (*œ*). Le pied (*p*) est réduit à une faible protubérance ventrale et plus ou moins plissée, qui renferme deux glandes

disposées l'une derrière l'autre. La plus antérieure est la glande suprapédieuse et la postérieure est la glande pédieuse proprement dite. La plus grande partie du pied est occupée par la région operculaire (*op*) qui ne paraît pas avoir subi de réduction bien sensible.

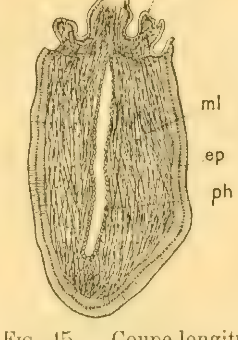


Fig. 15. — Coupe longitudinale de l'extrémité renflée de la trompe de l'*Eulima equestris* (d'après Kœhler et Vaney).

La portion de la trompe enfermée dans les tissus de l'hôte constitue un renflement terminal (Fig. 15). Dans cette région, les téguments sont limités par un épithélium cylindrique à éléments très élevés, tandis que le reste de la trompe est recouvert par un épithélium plutôt aplati. A l'endroit où le renflement terminal de la trompe émerge de l'hôte, on observe un petit bourrelet saillant formant une sorte de collerette (*ps*), qui peut être considérée comme une ébauche pseudopalléale identique à celle que nous observerons chez certaines *Mucronalia*.

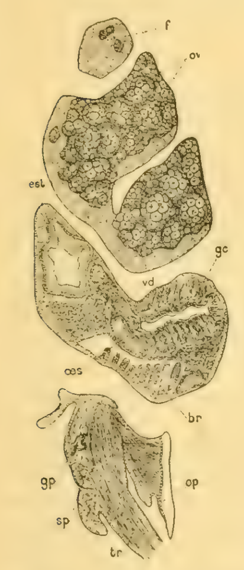


Fig. 16. — Coupe longitudinale d'une *Eulima equestris* (d'après Kœhler et Vaney).

Cette trompe renferme une forte musculature traversée par le pharynx. Le fonctionnement des muscles, entourant cette portion du tube digestif, permet l'aspiration des liquides de la cavité générale de l'hôte. Au pharynx fait suite un œsophage (*œs*, Fig. 16) de même diamètre, qui passe à travers la masse des ganglions nerveux et aboutit à la vaste poche stomacale (*est*) limitée par un épithélium cylindrique à éléments glandulaires. L'estomac a donc une structure moins modifiée que celle observée chez l'*E. distorta*. Le foie (*f*) est bien développé et est constitué par de nombreux acini qui sont surtout très denses dans les premiers tours du tortillon viscéral. A l'estomac fait suite un court rectum.

Branchie, cœur et rein ne présentent pas de particularités et se rattachent au type général des Prosobranches.

Le système nerveux est très condensé, cependant les ganglions du triangle latéral restent toujours distincts.

Tous les exemplaires examinés étaient des femelles. L'ovaire (*ov*) est localisé dans les premiers tours du tortillon viscéral et il est constitué par de nombreux acini donnant naissance à de jeunes ovules bourrés de plaquettes vitellines. Les œufs mûrs arrivent dans un oviducte qui est en relation avec un réceptacle séminal et qui se continue par une glande coquillière (*gc*) très volumineuse à parois très épaisses et riches en éléments glandulaires.

Ces femelles sont fortement fixées à leur hôte par la trompe et elles ne peuvent pas s'en détacher. Cette fixation paraît avoir eu lieu de très bonne heure puisque chez certains *Stellaster* parasités quelques pièces du squelette marginal n'ont pu se développer au voisinage de l'*Eulima*. A quelle époque se fait l'accouplement ? A-t-il lieu chez de très jeunes femelles avant leur fixation ou bien le mâle vit-il libre alors que les femelles seules sont fixées ?

Ces questions ne seront résolues que lorsqu'on connaîtra les formes mâles de cette *Eulima*.

2. **Pelseneeria** Kœhler et Vaney.

Ce genre doit comprendre non seulement les trois espèces décrites par Kœhler et Vaney (1908), mais encore le *Stilifer turtoni* Jeffreys. Toutes ces formes présentent, en effet, une coquille à tours inférieurs ventrus et globuleux surmontés d'un petit mucron cylindrique formé par les premiers tours de spire (Fig. 17). L'ouverture de cette coquille est recouverte par une collerette pseudo-palléale provenant en grande partie d'expansions pédieuses qui, par leur disposition, empêchent l'animal de se rétracter entièrement dans sa coquille. Il n'existe aucun opercule.

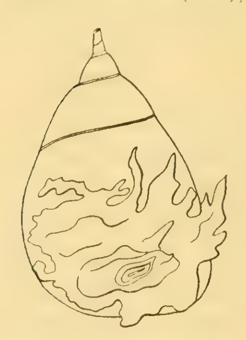


Fig. 17.—*Pelseneeria profunda* (d'après Kœhler et Vaney).

Rosen (1910) avait déjà reconnu les affinités du *Stilifer Turtoni* avec les *Pelseneeria*, mais il avait cru nécessaire d'établir pour cette espèce le nouveau genre *Turtonia*, qui diffère de *Pelseneeria* par la présence d'yeux très petits et de courts tentacules. Le pseudopallium de *turtonia* ne s'étend en avant que jusqu'aux tentacules qu'il laisse libres, tandis que, chez *Pelseneeria* la collerette est complète et comprend la région tentaculaire. Cette extension plus ou moins grande du pseudopallium et l'absence ou la présence d'yeux ne sont que des caractères d'ordre spécifique, qui ont aussi servi pour classer les espèces de *Mucronalia* et de *Stilifer*. Par suite *Stilifer turtoni* doit être considéré comme une espèce de *Pelseneeria* dont les caractères, plus primitifs que ceux des trois espèces

décrites par KŒHLER et VANEY, sont en relation avec ce fait que son parasitisme est peu accentué (1).

JEFFREYS (1864), qui a examiné deux exemplaires vivants du *Pelseneeria* (*Stilifer*) *turtoni*, les a vus se promener parmi les piquants des Oursins au voisinage de l'anus. Cette espèce parasite toute une série d'Oursins des côtes d'Angleterre, de Suède et de Norvège: *Echinus esculentus*, *saxatilis*, *pictus* et *dröbrachiensis*. Malgré leur déplacement ces Mollusques restent constamment sur leur hôte ; ils y établissent leur ponte agglomérée, qui renferme chacune une centaine d'œufs. Un même Oursin peut avoir quarante de ces pontes, à côté desquelles on trouve des Mollusques de toutes tailles.

Les *Pelseneeria profunda*, *media* et *minor* décrites par KŒHLER et VANEY sont ectoparasites de deux espèces d'Oursins, *Echinus affinis* MORTENSEN et *Genocidaris maculata* (AGASSIZ), provenant des dragages de la « Princesse Alice ». Sur la face dorsale de certains Oursins on trouve un à quatre parasites entre les piquants (Fig. 18). Les Mollusques sont faiblement fixés à leur hôte à l'aide d'une trompe, qui est bien enfoncée dans les téguments.

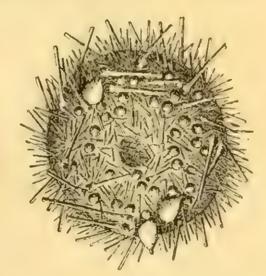


FIG. 18. — *Echinus affinis*, face dorsale du test avec trois *Pelseneeria profunda* et plusieurs pontes (d'après KŒHLER et VANEY).

Le *P. turtoni* possède des tentacules en massue, en arrière desquels sont, sur le côté, des yeux très petits. Les tentacules sont transparents et s'étendent latéralement sous le mufle. La trompe est plus longue que large et est légèrement bilobée ; elle est placée entre les tentacules et le pied. Le pied est linguiforme et allongé ; il forme un disque en avant et se termine en pointe en arrière ; sa surface est fendue sur plus des trois quarts de sa longueur. La partie antérieure du pied sert à la reptation, tandis que l'autre région est appliquée contre le manteau. Le long du bord dorsal du pied s'insère le pseudopallium ; celui-ci doit être considéré comme provenant de formations épipodiales à surface ciliée, qui se réunissent en arrière, tandis qu'en avant elles atteignent les tentacules.

Chez les espèces décrites par KŒHLER et VANEY, l'ouverture de la

(1) Il est donc inutile de maintenir le genre *Turtonia* que PELSENEER (1912) indique d'ailleurs comme préoccupé. Quant à la famille des Turtoniidées de ROSEN, qui comprenait les genres *Turtonia* et *Pelseneeria*, nous ne pensons pas qu'elle soit nécessaire et nous admettons que les *Pelseneeria* doivent être maintenues dans les *Eulimidées* avec lesquels d'ailleurs elles offrent beaucoup de ressemblance.

coquille est recouverte par une collerette pseudopalléale continue à bords irréguliers et déchiquetés (*col.*, Fig. 19). La collerette est contractile et est recouverte de cils; elle provient de la réunion d'expansions épipodiales et d'un repli tentaculaire. Au centre de ce pseudopallium font saillie la trompe massive (*tr*) tronconique et un pied peu développé (*p*). Le pied offre deux régions : en avant, le mentum pourvu d'une glande suprapédieuse (*sp*) et, en arrière, le pied proprement dit renfermant la glande pédieuse (*p*).



FIG, 19. — *Pelseneeria profunda*. Coupe longitudinale de la région antérieure montrant les rapports avec l'hôte (d'après KŒHLER et VANEY).

L'organisation interne présente aussi quelques différences dans ces deux séries de formes.

La cavité palléale renferme une branchie formée de filaments lamelleux. Il existe un cœur normal et, chez les espèces de KŒHLER et VANEY, les sinus sanguins sont très développés.

Aucune *Pelseneeria* ne possède de radula. La trompe est pourvue d'une forte musculature. Dans *P. turtoni*, elle renferme une glande particulière dont la sécrétion doit avoir probablement une action dissolvante sur les tissus de l'hôte. Cette espèce possède une bulbe pharyngien à nombreuses fibres musculaires radiaires auquel fait suite un étroit œsophage très circonvolutionné et à revêtement épithélial cilié. Cet œsophage vient aboutir à une cavité stomacale dont une très grande partie est limitée par l'épithélium intestinal alors que le reste est constitué par le foie. L'intestin terminal est très long et a un revêtement épithélial cilié.

Les *Pelseneeria*, étudiées par KŒHLER et VANEY, ne présentent pas de bulbe pharyngien; leur œsophage et leur intestin terminal sont très courts et leur estomac (*e*) est bien séparé du foie (*f*) (fig. 20). Le système nerveux est très condensé et présente trois paires de ganglions concentrés en un anneau autour de l'œsophage. Près des

ganglions pédieux se trouvent une paire d'otocystes renfermant chacun un seul otolithe.

JEFFREYS avait cru que *P. turtoni* était unisexuée ; mais toutes les *Pelseneeria* sont hermaphrodites. La glande génitale occupe la majeure partie du tortillon viscéral. Elle présente deux régions distinctes ; une partie ovarienne (*ov*) placée au sommet et une portion testiculaire (*t*) située à la base. Il n'existe qu'un seul canal hermaphrodite (*g*).



FIG. 20. — Coupe longitudinale d'une *Pelseneeria profunda* (d'après KŒHLER et VANEY).

Chez la *P. turtoni*, le canal hermaphrodite arrive dans une bourse copulatrice entourée de fibres musculaires circulaires ; celle-ci est en relation avec un réceptacle séminal et vient déboucher dans la cavité palléale où, vers son ouverture, elle reçoit la glande coquillière. Une gouttière ciliée se dirige vers un organe d'accouplement étroit à sa base et élargi à sa partie distale. Au sommet de ce pénis se trouve un aiguillon dérivé du tissu conjonctif et faisant saillie à travers l'épithélium.

La ponte est déposée sur l'Oursin (Fig. 18) ; elle est sphérique ou ovale et est constituée par l'agglomération de 50 à 100 œufs enfermés dans une enveloppe commune. Ces œufs sont parfois à différents stades de développement. JEFFREYS a observé des embryons de *P. turtoni*, enfermés dans une enveloppe gélatineuse. Ils avaient une coquille nautiloïde à un tour de spire et présentaient trois lobes antérieurs dont les deux plus larges placés en avant portaient de longs cils.

3. — **Megadenus** ROSEN

ROSEN (1910) a établi ce nouveau genre pour une espèce unique, *Megadenus holothuricola*, qu'il a recueillie aux îles Bahama. Les divers exemplaires de ce Gastropode parasite vivent fixés à l'intérieur des organes arborescents de l'*Holothuria mexicana* LUDWIG. Cette forme de parasite est relativement rare, car on ne trouve que trois individus parasités sur plusieurs centaines d'Holothuries examinées. Le genre *Megadenus* possède une coquille brillante, fusiforme, très

mince et finement striée, qui présente environ six tours dont les deux premiers sont très petits. Il n'y a pas d'opercule.

Le *Megadenus holothuricola* est pourvu d'une longue trompe non rétractile, qui traverse la paroi de l'organe arborescent et s'enfonce ensuite librement dans la cavité générale de l'Holothurie. A la face inférieure du mufle se présente un pseudopallium de même nature que celui que l'on observe chez les *Stilifer* et qui vient recouvrir la coquille.

Cette espèce présente un dimorphisme sexuel très marqué. On trouve toujours ensemble deux individus, l'un est mâle et l'autre femelle. Le mâle se distingue de la femelle par sa plus petite taille et aussi par son pseudopallium très développé qui enveloppe toute la coquille et qui sert à la protection des œufs. Chez la femelle une grande partie de la coquille est encore visible et la trompe est plus développée que chez le mâle.

La région céphalique présente une paire d'yeux réduits. Le pied est fortement développé, il est pourvu d'une énorme glande, qui se prolonge devant l'œsophage et atteint le plancher de la cavité palléale. Rosen l'a considérée comme une glande marginale, mais elle a une disposition semblable à la glande suprapédieuse décrite chez *Pelseneeria* et *Eulima*. Il existe aussi une glande pédieuse proprement dite. Comme toutes les Eulimidées parasites, le *Megadenus holothuricola* est dépourvu de radula.

Le complexe palléal présente une branchie normale, une glande hypobranchiale et un cœur avec un ventricule et une oreillette. De grandes lacunes sanguines se trouvent autour des lobes du foie et dans la trompe. Le rein de *Megadenus* est assez volumineux ; sa structure est semblable à celle du rein des Prosobranches. Cet organe n'a plus de relation avec la cavité péricardique ; il s'ouvre dans la cavité pallèale par une fente peu marquée.

Le système nerveux est chiastoneure et possède des ganglions palléaux presque fusionnés aux ganglions cérébroïdes et des ganglions pédieux très développés contre lesquels se trouvent une paire d'otocystes renfermant chacun un gros otolithe.

Les yeux ne doivent probablement pas fonctionner, car ils sont très petits et placés profondément dans le tissu conjonctif ; ils sont de plus fortement pigmentés sur tout leur pourtour.

Dans la partie distale de la trompe, l'épithélium externe est beaucoup moins haut que dans la région proximale qui est enfoncée dans l'organe

arborescent. Sous cet épithélium se trouve un tissu conjonctif riche en lacunes qui recouvre un épithélium intestinal fortement plissé. A la trompe fait suite un pharynx, véritable organe d'aspiration, pourvu de nombreuses fibres musculaires radiaires et présentant sur le pourtour des fibres longitudinales et des fibres circulaires. Le canal pharyngien est en relation avec une cavité ventrale logée dans la paroi du pharynx ; il se continue par un œsophage qui débouche dans la poche stomacale. La paroi de l'estomac est constituée en grande partie par le même épithélium que l'on retrouve dans les diverticules du foie. L'intestin terminal est très court.

La femelle possède un ovaire pourvu d'un oviducte à cellules ciliées, qui est en relation avec un réceptacle séminal et se continue par un utérus s'ouvrant dans la cavité palléale. Cet utérus a une paroi constituée par des éléments ciliés et des éléments glandulaires.

Le mâle présente un testicule et un canal déférent pourvu de glandes annexes semblables à celle des Opisthobranches. Un pénis avec gouttière spermatique est placé à droite et en arrière des yeux.

Les œufs sont groupés en grand nombre dans des cocons ovalaires munis d'un pédoncule à une de leurs extrémités ; de nombreux cocons sont disposés dans une masse gélatineuse sur la coquille du mâle et sont plus ou moins recouverts par le pseudopallium.

4. **Mucronalia**, Adams.

Le genre *Mucronalia* a été fondé en 1860 par A. Adams. Il comprend un certain nombre d'espèces qui présentent toutes une coquille porcelanée pourvue à son sommet d'un petit mucron cylindrique formé par les premiers tours de spire ; elles possèdent encore un opercule, ce qui permet de les distinguer des *Stilifer*. Schepman (1909) signale aussi comme caractère distinctif entre ces deux genres que le bord columellaire de la coquille des *Mucronalia* est plus droit et plus épais, tandis que chez les *Stilifer* ce bord est très mince et recourbé.

Chaque *Mucronalia* est fixée sur des Echinodermes à l'aide d'une très longue trompe qui s'enfonce profondément dans les tissus de l'hôte (Fig. 21 et 22). Elle possède parfois une paire d'yeux (Fig. 23 et 24) ; son pied (*p*) est réduit mais toujours pourvu d'un opercule (*op*). Sur certaines espèces, la trompe porte parfois une sorte de collerette (*ps*, fig. 22 et 24) peu développée, ébauche d'un pseudopallium qui n'est pas toujours visible.



Fig. 21. — *Mucronalia eburnea* séparée de son hôte (d'après Kükenthal).

Kükenthal avait déjà signalé, en 1897, tout l'intérêt qui s'attachait à l'étude de ce genre au point de vue anatomique, car il le considérait, avec juste raison,

comme un terme de transition entre les *Eulima* et les *Stilifer*. Aussi en donna-t-il le premier une description anatomique. Celle-ci était basée à la fois

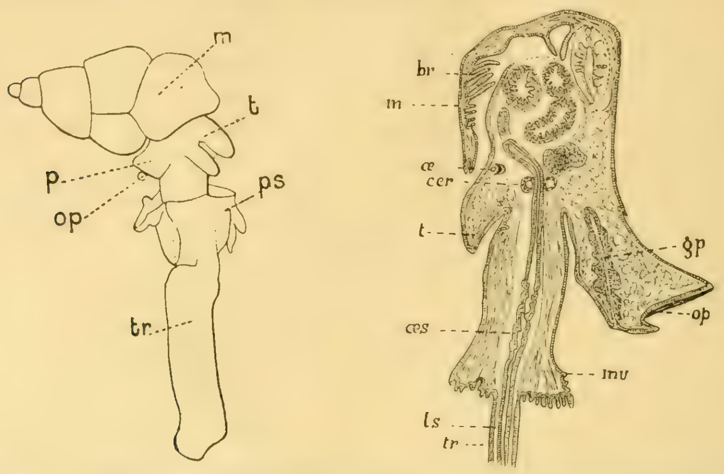


Fig. 22. — *Mucronalia palmipedis* (d'après Kœhler et Vaney).

Fig. 23. — Coupe longitudinale de la partie inférieure de *Mucronalia eburnea*, (d'après Kükenthal).

sur l'étude d'exemplaires de 0,4 à 1,1 cm. de *Mucronalia eburnea* Deshayes (Fig. 23), qui vivaient fixés entre les piquants d'un oursin du genre *Heterocentrotus* et sur un échantillon d'une espèce indéterminée (*Mucronalia* sp?) (Fig. 24), de 2 mm. de longueur recueillie par les cousins Sarasin dans la gouttière ambulacraire d'une *Linckia* des Célèbes.

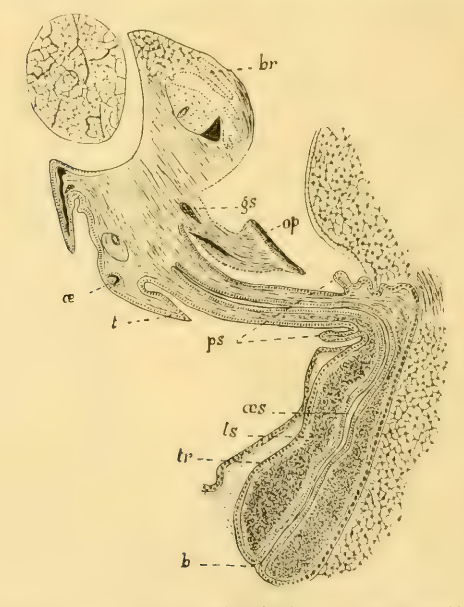


Fig. 24. — Coupe longitudinale de *Mucronalia sp*? (d'aprés Kúkenthal).

Le « Siboga » a trouvé les six espèces suivantes fixées sur des hôtes assez différents:

Mucronalia gracilis Pease sur *Echinotrix diadema*.

M. philippinarum Sow. sur *Heterocentrotus mamillatus*.

M. eburnea Desh. sur *Ophiothrix deposita* Kœhler

M. Mittrei Petit et *M. parva* Schepman sur *Ophiothrix crassispina* Kœhler.

M. varicosa Schepman sur *Astrochalcis tuberculosus* Kœhler.

Mais comme la plupart de

ces espèces étaient représentées par un exemplaire unique, NIERSTRASZ (1909) ne put étudier au point de vue anatomique que la *M. parva* et la *M. varicosa*. KŒHLER et VANEY (1912) ont décrit une nouvelle espèce, la *Mucronalia palmipedis*, dont deux exemplaires étaient fixés sur un *Palmipes rosaceus* de l'Océan Indien.

Toutes ces études sont bien incomplètes. Nos connaissances actuelles sur l'organisation interne des *Mucronalia* se résument à l'absence de radula et de bulbe pharyngien dans l'appareil digestif et à la présence d'une paire d'otocystes appliqués contre les ganglions pédieux. Les données se rapportent surtout à l'organisation externe. La trompe offre les plus grandes variations dans les différentes espèces de *Mucronalia* étudiées.

La *Mucronalia eburnea* DESH. (Fig. 23) possède un mufle (*mu*) très développé fortement musculeux, à partie distale élargie et terminée par un disque à surface externe plissée, au milieu duquel prend naissance une mince trompe (*tr*) d'un centimètre de longueur. C'est cette trompe qui passe dans un ambulacre et pénètre dans l'Oursin, le disque venant s'appliquer sur la surface externe de l'hôte. L'extrémité de la trompe vient se terminer dans le voisinage d'une boucle intestinale. Cette trompe est constituée par deux tubes emboîtés l'un dans l'autre : un externe musculeux et un interne formé par l'œsophage (*œs*). Entre les deux se trouve une vaste lacune sanguine (*ls*).

La *Mucronalia sp.?* de KÜKENTHAL possède une trompe (Fig. 24), qui rappelle celle de l'*Eulima equestris*. La partie terminale de la trompe (*tr*) est renflée en massue et pénètre dans les téguments du bras de l'Étoile de mer, au milieu de la gouttière ambulacraire. Cette partie renflée se relie à la tête par un pédoncule de plus faible diamètre. A l'endroit où la portion renflée émerge de l'hôte se trouve un repli (*ps*) en couronne ou en collerette dont la partie évasée est tournée vers le haut. KÜKENTHAL considère cette collerette comme l'ébauche d'un pseudopallium. La trompe est pourvue d'une forte musculature au milieu de laquelle court l'œsophage (*œs*), qui est entouré par un issu lacuneux surtout abondant dans la région renflée.

La *Mucronalia palmipedis*, décrite par KŒHLER et VANEY, a une trompe cylindrique énorme et très fortement musclée (Fig. 22). Sa longueur atteint 7 mm. et par suite est plus grande que celle du tortillon viscéral ; son diamètre n'est que d'un millimètre. A une certaine distance de sa base, la trompe présente une sorte de

collerette membraneuse et tronconique (*ps*), qui l'entoure presque complètement et qui constitue une ébauche pseudopalléale beaucoup plus développée que celle observée chez la *Mucronalia sp.* ?.

Ainsi *Mucronalia sp.* ? et *Mucronalia palmipedis* ont toutes deux une collerette entourant la région proximale de la trompe et formant une ébauche pseudopalléale.

Les deux espèces du « Siboga » étudiées par NIERSTRASZ ont une disposition de la collerette bien différente. La trompe (Fig. 25) est courte et massive et elle est entourée, dans sa partie terminale, par un repli en collerette qui l'enveloppe presque complètement, après s'être rabattue vers l'ouverture buccale. Ces deux formes sont peu fixées à leur hôte et s'en détachent facilement.

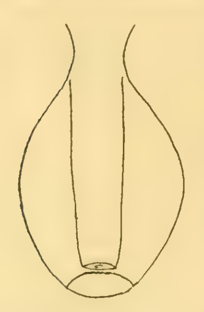


FIG. 25. — Schéma de la trompe de *Mucronalia* (d'après NIERSTRASZ).

Chez toutes les *Mucronalia*, le pied (*p*) a subi une réduction plus ou moins grande, mais il est toujours pourvu d'un opercule (*op*). Le pied de la *Mucronalia eburnea* constitue une formation très apparente composée de plusieurs lobes ou parties qui peuvent se rabattre aussi sur la coquille. A la face inférieure de cette région pédieuse s'ouvre une forte glande pédieuse (*gp*, fig. 23) et, si l'on s'en rapporte aux figures du mémoire de KÜKENTHAL, il paraît exister, vers la branchie, les restes d'une glande suprapédieuse. La *Mucronalia sp.* ? n'a qu'une glande pédieuse peu développée (*gs*, Fig. 24). Chez la *Mucronalia palmipedis* le pied est petit ; cet organe est très réduit chez la *M. parva*. Chez *Mucronalia sp.* et chez *M. eburnea*, la tête est pourvue de deux tentacules à la base desquels se trouvent des yeux. Ces yeux ne sont pas apparents dans *M. palmipedis*, qui paraît être l'espèce la plus modifiée par le parasitisme.

On ne connaît rien sur la structure de l'appareil génital des *Mucronalia*. Ce genre est-il unisexé ou hermaphrodite ?

SCHEPMANN en comparant les *M. mittrei* et *M. parva*, qui vivaient sur les mêmes *Ophiothrix*, fut frappé par leur ressemblance, quoique *M. parva* paraissait plus grêle. Après avoir rejeté l'hypothèse que la *M. parva* serait un stade jeune de la *M. mittrei*, SCHEPMANN s'est demandé s'il n'y aurait pas là un cas de dimorphisme sexuel.

KÜKENTHAL avait trouvé sur le côté du mufle d'une *M. eburnea*

un jeune individu avec coquille embryonnaire et il avait pensé que cette espèce était peut-être vivipare.

5. **Stilifer** Broderip.

Quelques travaux d'ensemble ont déjà été consacrés à ce genre. En 1869, Fischer en a fait l'objet d'une monographie. Jeffreys (1864) a terminé son étude du *Stilifer turtoni* par une révision des espèces de *Stilifer* connues à cette époque et les Sarasin (1885), étudiant les premiers l'anatomie interne d'un représentant de ce genre, donnent un court aperçu général sur les *Stilifer*. Plus récemment Rosen (1910) a fait une énumération très complète des espèces parasites connues. Aussi dans notre historique de ce genre, nous n'indiquerons que quelques espèces intéressantes et nous insisterons particulièrement sur les formes qui ont fait l'objet de recherches anatomiques.

Toutes les espèces de *Stilifer* ont une coquille mince, souvent cornée et recouverte en plus ou moins grande partie par une sorte de collerette ou *pseudopallium*. La forme la plus anciennement connue est celle décrite par Turton, en 1825, et qui parasite l'*Echinus esculentus*. Les récentes données fournies par Rosen (1910) ont montré que cette espèce a une collerette d'origine différente de celle des véritables *Stilifer* et pour cette raison devait être placée dans un genre *Turtonia*, voisin de *Pelseneeria*. Nous avons donné les raisons qui ont conduit Kœhler et Vaney à ranger cette espèce parmi les *Pelseneeria*.

Il paraît probable que Chemnitz, en 1795, avait déjà osbservé, sous le nom d'*Helix corallina*, un véritable *Stilifer*. Il avait cru que cette forme était terrestre parce qu'elle se trouvait sur des Polypiers abandonnés sur le rivage et provenant d'îles des Indes Occidentales. Mais ce n'est qu'en 1832 que Broderip établit le genre *Stilifer* en prenant pour type une forme européenne, le *St. astericola*, trouvée par Cuming dans différentes portions des rayons du disque oral de l'*Asterias solaris*, où elle est si profondément enfoncée qu'on peut à peine la reconnaître. Elle est placéé dans une loge où l'animal se meut probablement à l'aide de son pied rudimentaire. Sa coquille est mince, hyaline et à apex mucroné ; elle est recouverte par une enveloppe charnue. L'animal est pourvu d'une trompe longue et rétractile et d'une paire de tentacules à la base desquels se trouvent des yeux réduits.

Les frères Adams décrivent, en 1850, une nouvelle forme, le *St. ovoideus*, parasite d'Astérie, provenant de Bornéo, et qui possède deux tentacules allongés, des yeux sessiles, un manteau recouvrant complètement la coquille et un pied grèle. A partir de cette époque plusieurs espèces de *Stilifer* furent signalées. Certaines décrites par Adams vivent dans les téguments d'Astéries où ils forment un kyste. Le *St. acicula* Gould parasitait des Holothuries des îles Fidji, le *St. eburneus* Deshayes et le *St. robustus* étaient fixés à des Oursins. En 1860, Hupé signale un mode particulier de parasitisme des *Stilifer* dans les piquants de *Cidaris imperialis* de la Nouvelle-Hollande. On retrouvera dans les listes de Fischer, de Jeffreys et de Rosen les différentes espèces de *Stilifer* avec leurs hôtes.

Fischer (1864), se basant sur la découverte d'Hupé, pense que les *Stilifer*, « tout en vivant en parasites sur le système tégumentaire ou ses dépendances » des Echinodermes, ne se nourrissent pas de leur substance comme on l'avait » supposé. Leur nourriture arrive avec l'eau de mer à travers les ouvertures » des cavités qu'ils constituent, peut-être même leur mûfle et leur langue font-

» ils saillie au dehors dans le but de la rechercher ». JEFFREYS, qui a observé des *St. Turtoni* vivants, admet qu'ils se nourrissent d'excréments .La pénétration de la trompe dans les téguments de l'hôte ne permet plus d'admettre cette hypothèse. Les *Pelseneeria* et les *Stilifer* sont de véritables parasites.

A côté de ces discussions sur le mode de vie, on doit indiquer aussi toute une série d'interprétations erronées pour certaines parties externes du corps. La plupart des auteurs considèrent l'enveloppe charnue recouvrant la coquille comme un manteau, pourtant GAY (1835) la rapporte au pied. ADAMS (1848) et WATSON (1883) considéraient la trompe comme un pied.

Les premières données exactes sur l'anatomie d'un *Stilifer* sont dues aux cousins SARASIN (1885). Au cours d'un séjour à Ceylan, ces savants ont recueilli un grand nombre de *Linckia multiforis* pour l'étude de la régénération des bras. Ils ont trouvé, sur un bras d'un des nombreux exemplaires de cette Etoile de mer, un renflement sphérique présentant à son sommet une petite ouverture d'où émergeait la pointe d'une coquille. Ils purent extraire de cette cavité un mollusque vermiforme, le *Stilifer linckiœ*, à trompe allongée en flagelle tubulé. Le corps proprement dit de ce parasite est recouvert en grande partie par une cloche musculaire qui enveloppe le tortillon viscéral enfermé dans une coquille mince. L'examen de coupes longitudinales (Fig. 26) montre bien toute l'organisation d'un Gastropode typique mais enfermée dans une sorte de cupule musculeuse provenant d'un organe particulier d'origine céphalique, le pseudopallium (*ps*) (*Scheinmantel*). Le manteau n'a aucun rapport avec ce pseudopallium et dans la cavité palléale existe une branchie (*br*) de Pectinibranche. On retrouve aussi un pied (*p*) très réduit. La trompe

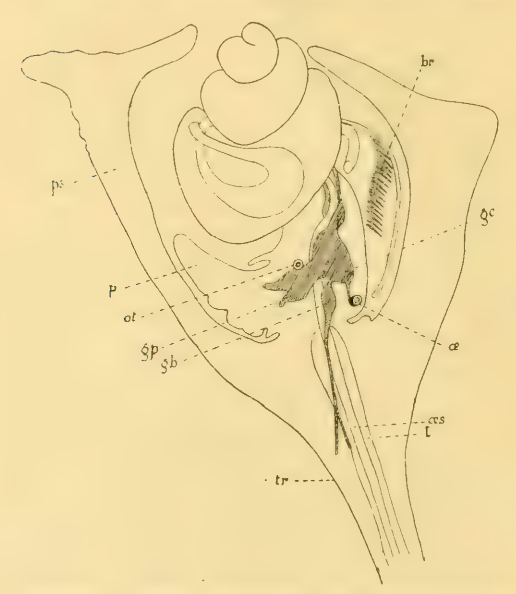


FIG. 26. — Coupe longitudinale de *Stilifer linckiœ*, (d'après P. et F. SARASIN).

(*tr*) renferme un pharynx (*œs*) entouré par un espace lacuneux (*l*). Le tube digestif ne présente ni bulbe pharyngien, ni radula. L'intestin fait une boucle complète et vient s'ouvrir par l'anus dans la cavité palléale. Il existe un foie. Les sexes sont séparés. Le système nerveux (*gc, gp*) est chiastoneure et présente en avant un ganglion (*gb*) d'où part un nerf venant innerver la trompe. Cette forme présente des yeux (*œ*) et des otocystes (*ot*) mais aucun tentacule. Les SARASIN considèrent le *Stilifer linckiœ* comme un véritable parasite communiquant avec l'extérieur mais se plaçant à l'intérieur des couches calcaires du tégument de l'hôte sans pénétrer dans la cavité cœlomique ; il est encore enveloppé par le péritoine, qui lui constitue un revêtement continu.

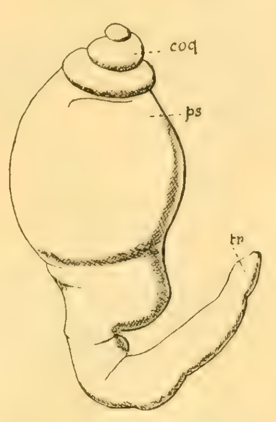


FIG. 27. — *Stilifer celebensis*, (d'après KÜKENTHAL).

En 1897, KÜKENTHAL décrivit une nouvelle forme de Stilifer, le *St. celebensis,* trouvée par les SARASIN sur un *Choriaster* des Célèbes (Fig. 27). L'animal n'a que 4,5 mm. Le pseudopallium (*ps*, Fig. 28) constitue un repli cutané très mince, qui ne recouvre pas complètement le tortillon viscéral, dont les trois premiers tours de spire restent encore visibles. Aucun renseignement ne pouvait être donné sur la coquille parce que l'animal avait été conservé dans l'acide chromique dilué. La trompe (*tr*) est courte et massive. Les tentacules (*t*) sont rudimentaires et renferment les yeux (*œ*). Il n'existe aucun espace sanguin autour de l'œsophage (*œs*), qui est entouré par du tissu conjonctif et musculaire. Le pied (*p*) est dépourvu de glande. D'après les dessins, le système nerveux (*cer*, *ped*), est condensé et un nerf spécial innerve la trompe.

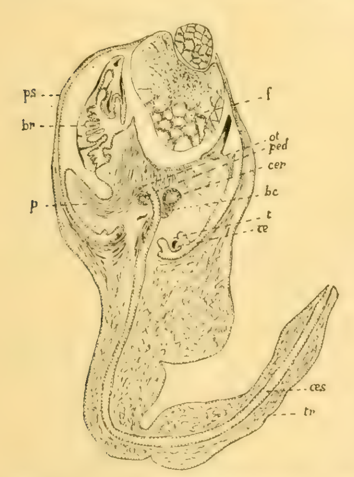


FIG. 28. — Coupe longitudinale de *Stilifer celebensis*, (d'après KÜKENTHAL).

KÜKENTHAL ne fournit aucun renseignement sur les organes génitaux.

NIERSTRASZ (1909) a examiné deux exemplaires du *Stilifer sp.* ?, fixés à la même place sur un *Aspidodiadema* et disposés perpendiculairement l'un à l'autre. Le pseudopallium (*ps*, Fig. 29) de cette espèce est peu développé et n'est visible que chez l'animal isolé ; il n'embrasse que le tour inférieur de la spire viscérale et laisse libre la coquille. Le pied (*p*) est encore plus réduit que chez les deux espèces précédentes et paraît correspondre à un métapodium (*mp*) dépourvu d'opercule. L'animal est fixé à son hôte par une trompe (*tr*), reliée au corps par un pédoncule qui passe entre la séparation de deux pièces squelettiques. La trompe s'épanouit à l'intérieur de l'Oursin en une sorte de sac élargi, qui pousse devant lui la paroi du corps de l'hôte. Ce renflement sacciforme est pourvu d'une musculature spéciale et de cavités lacunaires ; il est parcouru par l'œsophage, qui présente à sa base un bulbe pharyngien, analogue à celui observé chez les *Thyca*, et qui s'ouvre directement à l'extérieur par la bouche. En face de cette ouverture buccale, l'épithélium de l'hôte se plisse fortement, paraît proliférer et donner des amas de cellules épithéliales disposées sur un péritoine intact. Il paraît difficile d'expliquer la nutrition par simple aspiration ; peut-être a-t-elle surtout lieu par osmose ?

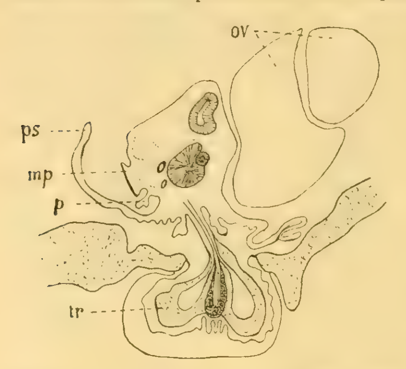


FIG. 29. — *Stilifer sp.*, (d'après NIERSTRASZ).

En avant de l'insertion de la trompe se trouve un repli cutané correspondant au reste de la tête et aux tentacules ; il n'existe pas d'yeux et l'on trouve seulement des otocystes. Une région glandulaire est située entre la trompe et le pied réduit.

L'appareil digestif a subi une grande réduction : il ne renferme ni glandes salivaires, ni radula ; l'intestin est court et le foie est petit et faiblement développé.

Les organes génitaux présentent, au contraire, un très grand développement. La glande génitale est hermaphrodite et comprend une partie testiculaire et une région ovarienne bien séparées.

L'ovaire (*ov*) est très grand et tubuleux. Les produits génitaux sont recueillis par un canal hermaphrodite qui s'élargit à son extrémité ; là sa paroi est plissée et glandulaire. Près de l'ouverture du canal hermaphrodite débouche un grand réceptacle séminal et au même endroit vient aboutir aussi une glande coquillière ramifiée à parois épaisses. Un embryon (*l*, Fig. 30), se trouvait dans la loge occupée par les deux trompes (*tr*). Quant au cœur, il possède une oreillette et un ventricule enfermés dans un péricarde. Le rein est bien développé et le système nerveux est condensé.

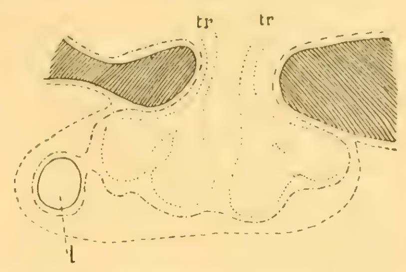


FIG. 30. — Représentation schématique de la façon dont sont fixés dans leur hôte les deux individus de *Stilifer sp.*, (d'après NIERSTRASZ).

La deuxième espèce de *Stilifer* étudiée par NIERSTRASZ, le *St. sibogæ,* est peu fixée à son hôte aussi l'en sépare-t-on facilement. Sa trompe (*tr*, Fig. 31) est assez large et courte et présente une grande ouverture buccale. Le pied (*p*) est relativement long et étroit ; il est dépourvu d'opercule et est quelquefois enroulé en spirale ; sa forme étant très variable, NIERSTRASZ le considère comme un organe tactile. Le pseudopallium (*ps*) est très petit, à contour lobé et irrégulier, il recouvre à peine la moitié du tortillon viscéral.

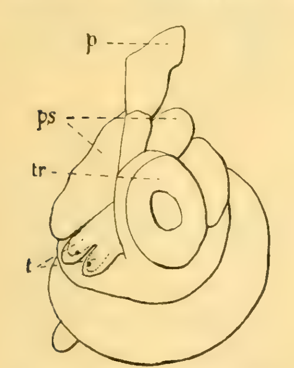


FIG. 31. — *Stilifer sibogæ,* vu par dessous., (d'après NIERSTRASZ).

Cette espèce possède une tête avec des restes de tentacules (*t*) à la base desquels se trouvent des yeux profondément cachés dans les tissus. Il existe aussi de petits otocystes.

La trompe rappelle celle de *Stilifer sp.*?, elle est plus courte et plus large, mais son extrémité n'est pas lobée et se termine en forme d'anneau. Dans son intérieur se trouvent des muscles mais aucun sinus sanguin. L'intestin est court et le foie est absent. Deux glandes sont placées entre le pied et la trompe ; ce sont probablement les restes de glandes pédieuses. Le tortillon viscéral est en majeure parti

occupé par les glandes génitales mâle et femelle et surtout par l'ovaire. A l'ovaire fait suite un large oviducte qui conduit à une glande coquillière ; il existe aussi un utérus. Après la ponte, les œufs et les embryons sont répartis dans l'utérus et la cavité palléale. Le testicule est grand et son large canal déférent vient se réunir à l'extrémité distale de l'oviducte ; une petite vésicule séminale dépend du canal déférent. Les éléments sexuels mâles et femelles sont mûrs en même temps.

Les espèces de *Stilifer* étudiées présentent donc de très grandes différences au point de vue anatomique. Toutes ont un pseudopallium plus ou moins développé, pourtant cet organe paraît manquer chez le *St. brychius*. Toutes ont une trompe ; la fixation a lieu à l'aide de cet organe qui, parfois très long, pénètre profondément dans l'hôte ; chez le *St. sibogæ* cet organe est court et ne permet qu'une faible fixation. Presque tous les *Stilifer* ont des yeux, cependant le *Stilifer sp.* du Siboga en est dépourvu et est aussi privé de tentacules. Le pied est généralement atrophié et ne possède pas d'opercule ; pourtant chez le *St. sibogæ* cet organe est très allongé et a une allure spéciale en relation avec sa nouvelle adaptation comme organe sensoriel. Des glandes du pied existent chez les formes du « Siboga ».

L'appareil digestif est toujours dépourvu de radula. Le *St. sp.* possède un bulbe pharyngien.

Le *Stilifer linckiæ* a les sexes séparés, mais les deux espèces étudiées par Nierstrasz sont hermaphrodites et leur glande génitale présente une partie mâle et une partie femelle bien séparées. Le *Stilifer sp.* a un canal hermaphrodite ; le *St. sibogæ* possède un spermiducte et un oviducte distincts sur une partie de leur trajet, mais qui se fusionnent ensuite vers l'ouverture génitale.

II. *GENRE DE TRANSITION ENTRE LES GASTROPODES ECTOPARASITES ET LES GASTROPODES ENDOPARASITES.*

Gasterosiphon Kœhler et Vaney (Syn. : **Entosiphon**).

Ce genre ne comprend qu'une seule espèce le *Gasterosiphon deimatis* que Kœhler et Vaney ont découvert, en 1903, dans deux jeunes individus de *Deima blakei* Théel. dragués à 880 brasses dans les parages des îles Laquedives.

Ces deux *Deima* de 60 et 70 cm. de longueur présentaient chacun sur la face ventrale, à 10 mm. en avant de l'anus, et un peu à gauche du vaisseau médian, une petite ouverture d'un millimètre entourée par un léger bourrelet. C'est en disséquant les deux Holothuries (Fig. 32) en vue de rechercher à quelle nouvelle formation étaient dues ces ouvertures surnuméraires que KŒHLER et VANEY ont découvert le *Gasterosiphon* (*par*, Fig. 32). Les deux exemplaires de ce curieux parasite étaient à des stades différents ; le plus grand a été disséqué et a fourni les données anatomiques du genre. Le plus jeune individu, paraissant immature, a été conservé en place et est actuellement à l' « Indian Museum » de Calcutta.

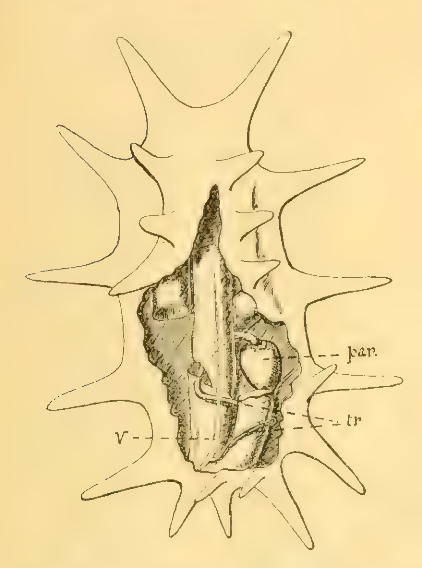


FIG. 32. — *Deima blakei* parasité par un *Gasterosiphon* (d'après KŒHLER et VANEY).

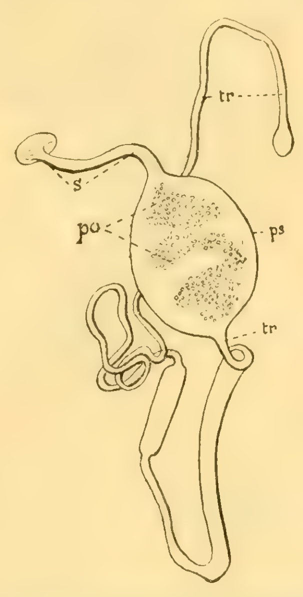


FIG. 33. — *Gasterosiphon deimatis* isolé (d'après KŒHLER et VANEY).

Chacun de ces parasites (Fig. 33) a une apparence vermiforme et présente sur une partie de sa longueur un renflement (*ps*) ovoïde, de 5 à 10 mm. de longueur. Suivant son grand axe ce renflement se prolonge par deux tubes diamétralement opposés. L'un de ces tubes, relativement court, le *siphon* (*s*), n'a que 9 mm. ; il est fortement incrusté de calcaire et repose sur la face interne de la sole ventrale de l'Holothurie ; il vient déboucher à l'extérieur par l'ouverture reconnue précédemment. L'autre tube forme une trompe (*tr*.) cylindrique, très circonvolutionnée, qui atteint 104 mm. de longueur et dont le diamètre est seulement de 0,7 mm. ; elle contourne plus ou moins l'anse digestive et vient se fixer par son extrémité élargie sur le canal marginal du tube digestif (Fig. 32, *v*.).

Le renflement ovoïde a une paroi plus ou moins transparente à travers laquelle on distingue des masses d'œufs (*po*) disposés en spirale. La dissection de cette région renflée révèle une structure bien inattendue. En entr'ouvrant le renflement ovoïde suivant son petit cercle transversal et en rabattant la portion terminale sur le côté, on s'aperçoit (Fig. 34) que la trompe est le prolongement du corps d'un véritable Gastropode dont le tortillon viscéral possède quatre tours de spire et a 7 mm. 5, de hauteur. C'est autour de ce tortillon que sont enroulées les spirales d'œufs (*po*). La paroi du sac ovoïde (*ps*) s'insère à la base de la trompe (*tr*) dont elle constitue une sorte d'expansion basilaire, qui s'étend en forme de cloche ou de pseudopallium tout autour de la masse viscérale et se prolonge à son sommet par une tubulure ou siphon (*s*), qui vient s'ouvrir à l'extérieur. Vers l'entrée du siphon, la paroi du pseudopallium est soutenue par une coquille très fragile, discoïdale et perforée en son centre (*coq. ps.*). Cette formation calcaire est une production secondaire sécrétée par la face interne du pseudopallium ; elle n'a donc rien de commun avec la véritable coquille qui fait totalement défaut chez ce Gastropode. La paroi du siphon est elle-même maintenue rigide par des dépôts calcaires ; elle est ciliée du côté interne.

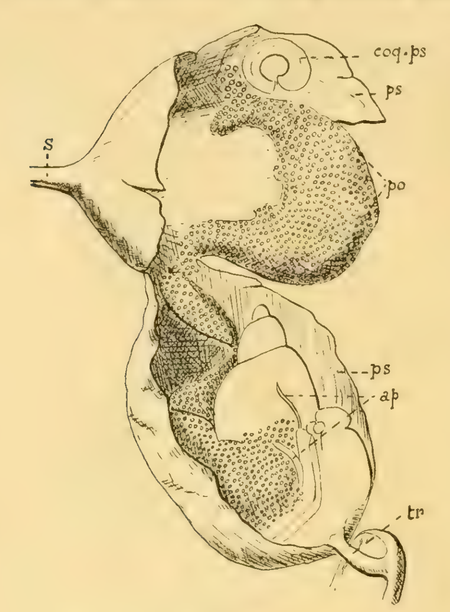


Fig. 34. — *Gasterosiphon* dont le pseudopallium a été ouvert de manière à montrer le corps du Mollusque et sa ponte (d'après Kœhler et Vaney).

A la base de la masse viscérale, on ne distingue qu'un pied rudimentaire formé par une paire d'expansions latérales (*p*, Fig. 35) recouvrant la partie inférieure du dernier tour de spire. Le corps se prolonge par la trompe (*tr*) à surface externe papilliforme ; celle-ci est traversée dans toute sa longueur par l'œsophage (*œs*) dont les parois

contiennent des fibres musculaires longitudinales et transversales et sont entourées par une lacune sanguine (l_3). L'œsophage débouche dans une vaste poche stomacale (*st*) à parois ciliées, d'où partent de nombreuses ramifications terminées en culs-de-sac dont l'ensemble fonctionne probablement comme un hépatopancréas. A l'intérieur de l'estomac se trouvent de nombreux globules sanguins. Il n'existe ni intestin ni anus. Le cœur est absent, mais on observe des lacunes vasculaires (l_1, l_2 et l_3) surtout autour de l'estomac, de l'œsophage et dans l'intérieur de la trompe. La respiration doit se faire en grande partie à travers la trompe et le pseudopallium, mais elle s'opère aussi à l'aide des expansions pédieuses et des appendices latéraux (*ap*, Fig. 34) situés à la base du tortillon.

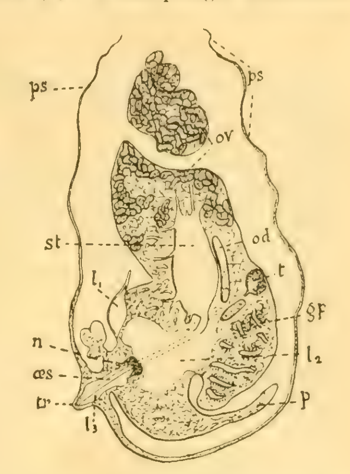


Fig. 35. — Coupe longitudinale du *Gasterosiphon* (d'après Kœhler et Vaney).

Le système nerveux a encore les caractères d'un Streptoneure avec des masses ganglionnaires (*n*) très rapprochées et une commissure viscérale légèrement détordue. La trompe est innervée par un ganglion buccal. Contre chaque ganglion pédieux se trouve un otocyste (*ot*) avec un otolithe. Il n'existe pas d'yeux ni de tentacules.

Le *Gasterosiphon* est hermaphrodite ; il présente une séparation bien nette de la glande mâle et de la glande femelle (*ov*, Fig. 35). L'ovaire est très ramifié et occupe la plus grande partie des trois premiers tours de spire du tortillon ; il donne naissance à des œufs riches en plaquettes vitellines qui sont conduits au dehors par un oviducte (*od*) longeant l'estomac. La fécondation a lieu très probablement à la base de l'oviducte, car là s'ouvre le spermiducte en relation avec le testicule (*t*) placé au sommet du tour de spire le plus renflé. Les œufs fécondés s'engagent dans un canal très circonvolutionné muni d'un épithélium vibratile ; ils s'entourent ensuite d'une coque provenant de la sécrétion de glandes coquillières (*gp*).

III. — *GASTROPODES ENDOPARASITES.*

1. **Entocolax** VOIGT.

Ce genre comprend seulement deux espèces qui ont été découvertes par H. LUDWIG chez des Synaptidées et qui furent ensuite décrites par VOIGT (1888 et 1901).

L'espèce la plus anciennement connue, l'*Entocolax ludwigii* VOIGT, est représentée par un unique exemplaire trouvé dans un *Myriotrochus rinkii*, recueilli par 15-17 brasses dans la mer de Behring. Il était fixé à la paroi interne de son hôte entre deux faisceaux musculaires longitudinaux. VOIGT en a fait une longue description d'après des reconstitutions à l'aide de coupes transversales.

La deuxième espèce, *Entocolax schiemenzii* VOIGT, se rapporte à deux exemplaires, qui parasitaient des *Chiridota pisanii* rapportés par PLATE des côtes du Chili et de la Patagonie. Ils étaient tous deux fixés à la paroi interne de leur hôte dans l'interradius gauche, chez l'un à 3,5 cm. environ de l'anneau calcaire et chez l'autre à 1 cm. seulement en arrière de cet anneau. L'un des exemplaires est immature et a 13 mm. de longueur; l'autre est plus de deux fois plus grand et mesure 30 mm. de longueur.

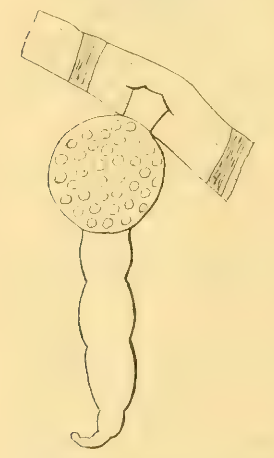


FIG. 36. — *Entocolax ludwigii* fixé aux téguments d'un *Myriotrochus*, (d'après VOIGT),

Tous ces parasites ont l'aspect vermiforme (Fig. 36). Ils ressemblent à un tube, qui est fixé par une de ses extrémités à la paroi interne de son hôte tandis que le reste du corps flotte librement dans la cavité générale. Nous désignerons sous le nom de *région proximale*, l'extrémité fixée et terminée en bouton; la partie libre constituera la *région distale*. Le diamètre de ce tube est d'environ 1 à 2mm. Chez tous les exemplaires, à 2 ou 5 mm du point de fixation, se trouve une partie renflée, ovoïde, sacciforme dont la longueur est de 3 mm pour l'*E. ludwigii* et de 2 ou 7 mm. pour les deux *E. schiemenzii*.

VOIGT avait décrit son *E. ludwigii*, en admettant que la région de fixation représentait la partie antérieure du corps et portait à son extrémité l'ouverture buccale. Mais SCHIEMENZ, après son ingénieuse comparaison de l'organisation des Gastropodes endoparasites et ectoparasites, a montré que cette orientation n'était pas exacte et que la portion libre dans la cavité générale correspondait à la région

buccale. VOIGT s'est complètement rallié à cette manière de voir dans sa note préliminaire sur l'*E. schiemenzii*. L'organisation des *Entocolax* se ramène au schéma suivant (Fig. 37). La partie renflée avec son pédoncule de fixation représente une sorte de cloche ou pseudopallium (*ps*) surmonté d'un tube ou siphon traversé par le canal cilié (*cl*) [1]. Dans la cavité limitée par le pseudopallium fait saillie la masse des organes génitaux (*ov*). Dans la portion du tube placée distalement par rapport au renflement se trouve localisé l'appareil digestif (*ih*), qui a ainsi l'apparence d'une trompe très allongée.

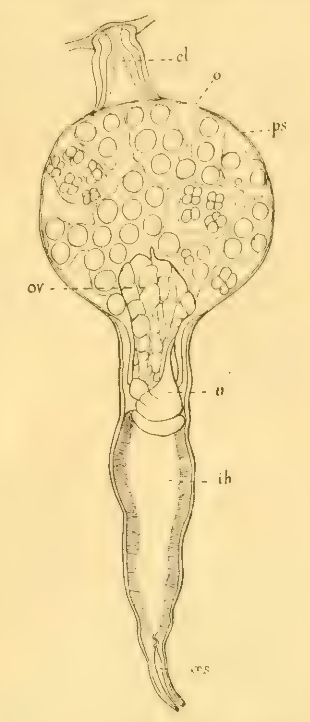


FIG. 37. — *Entocolax Ludwigii* (d'après VOIGT).

Les deux espèces d'*Entocolax* diffèrent l'une de l'autre par quelques caractères. La membrane pseudo-palléale est mince dans les deux espèces, mais, chez l'*Entocolax ludwigii*, elle s'épaissit vers sa base d'insertion sur la masse viscérale alors que, chez l'*E. schiemenzii*, elle conserve partout sa faible épaisseur.

Le canal cilié a des parois épaisses ; il est cilié sur toute sa longueur chez l'*E. ludwigii*, tandis que, chez l'*E. schiemenzii*, il n'est cilié que vers la région de fixation. Le siphon du plus jeune individu d'*E. schiemenzii* est en relation avec l'extérieur par une fente traversant la peau ; mais chez l'exemplaire âgé la fente est fermée après coup par un bouchon épithélial régénéré par la *Chiridota*. A un certain moment de l'existence de l'*E. schiemenzii*, il paraît donc exister une relation directe avec l'extérieur. Le revêtement cilié interne et la musculature du pseudopallium permettent une circulation de

---

[1] SCHIEMENZ avait considéré le canal cilié comme une glande du pied, servant à la fixation du parasite. Les recherches de VOIGT et les comparaisons que l'on peut faire maintenant entre l'*Entocolax* et les genres *Gasterosiphon*, *Entoconcha* et *Enteroxenos*, montrent bien que l'interprétation de SCHIEMENZ n'est pas exacte parce que le canal cilié s'ouvre largement dans la cavité centrale ou pseudopalléale.

l'eau dans la cavité pseudopalléale ; mais, lors de la maturité sexuelle, on observe une dégénérescence musculaire de la paroi pseudopalléale et l'oblitération de l'ouverture externe du siphon, de telle sorte que la circulation de l'eau dans la cavité ne peut plus être provoquée que par le battement des cils.

L'*Entocolax ludwigii* n'offre aucune trace de relation directe avec l'extérieur ; mais dans une préparation in toto VOIGT a observé sur la paroi latérale du pseudopallium une petite ouverture (*o*) entourée par un sphincter. Cette ouverture latérale, qui n'a pas été retrouvée chez l'*E. schiemenzii*, permet probablement le passage du liquide cœlomique de la Synapte dans la cavité pseudopalléale du parasite. La ciliation, répartie uniformément sur toute la surface interne du pseudopallium et du canal cilié, facilite la circulation de ce liquide dans la cavité pseudopalléale et par suite les échanges respiratoires.

Tout le corps du parasite est revêtu par un tégument formé par un épithélium externe limité du côté interne par une membrane basilaire doublée de couches musculaires transversales et longitudinales. Cette structure se retrouve sur les deux côtés du siphon et du pseudopallium, de telle sorte que ces organes doivent être considérés comme provenant de replis cutanés. Le même revêtement cutané s'observe aussi sur la surface externe de la trompe mais dans l'intérieur de cet organe, la paroi du tube digestif est de structure bien différente de celle indiquée pour les téguments.

L'appareil digestif de l'*Entocolax ludwigii* comprend un œsophage cilié (*œs*) s'ouvrant à l'extérieur par la bouche et un intestin hépatique (*ih*) plissé transversalement et terminé en cœcum. L'*E. schiemenzii* ne présente plus d'œsophage et la bouche s'ouvre directement dans un intestin hépatique. Ainsi au point de vue de l'appareil digestif, l'*E. ludwigii* est moins dégradé que l'*E. schiemenzii* bien qu'il paraisse ne pas avoir conservé de relation avec l'extérieur.

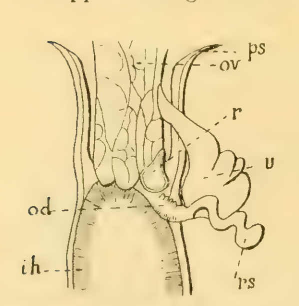


FIG 38. — Région viscérale d'*Entocolax ludwigii* (d'après VOIGT).

Le massif viscéral renfermé dans la cavité pseudopalléale comprend les organes génitaux et le rein (Fig. 38).

VOIGT signale un rein (*r*) qui s'ouvre à la base de la cavité pseudopalléale dans le voisinage de l'ouverture génitale. Il est constitué par une poche limitée par un épithélium à une seule couche de cellules qui a subi une dégénérescence chez le plus gros des exemplaires d'*E. schiemenzii*. La partie la plus importante de la masse viscérale est formée par l'appareil génital qui a la même structure chez les deux espèces et qui est exclusivement femelle. Il comprend un ovaire (*or*) très développé auquel fait suite un oviducte (*od*) puis un utérus (*u*). Au point de contact de l'oviducte et de l'utérus débouche un réceptacle séminal (*rs*). La paroi utérine possède des cellules et des éléments glandulaires dont la sécrétion sert à agglutiner les œufs, de telle sorte qu'on peut la considérer comme une glande coquillière.

VOIGT n'a observé ni système nerveux ni cœur; mais il semble admettre l'existence de lacunes sanguines.

2. **Entoconcha** J. MÜLLER.

La seule espèce bien décrite de ce genre, l'*Entoconcha mirabilis* J. MÜLLER présente un certain intérêt historique [1].

En août 1851, Johannès MÜLLER, poursuivant des études sur les organes génitaux de *Synapta digitata*, remarqua, chez quelques exemplaires, des tubes épais, non ramifiés présentant une couleur verte sur la moitié de leur longueur tandis que l'autre portion était orangée. Chaque tube renfermait dans son intérieur des œufs en division ou de jeunes Gastropodes de 0,2mm. de diamètre. J. MÜLLER se demanda si ces sacs ne pouvaient pas être l'équivalent d'un Mollusque, mais se basant sur leur situation et leur relation avec la Synapte, il rejeta cette opinion et les considéra comme des organes génitaux anormaux, qui produisaient de petits Mollusques particuliers appartenant à une nouvelle espèce, l'*Entoconcha mirabilis*. Il désigna ces sacs comme des « tubes à Gastropodes » (*Schnecken-schlauche*). Il crut voir là un exemple d'une sorte d'alternance de génération entre les Holothuries et les Mollusques ou plutôt de génération hétérogénique, qui avait pour lui une grande importance pour la genèse des espèces. Par suite de la grande autorité scientifique de son auteur, cette note eut un certain retentissement et elle fut aussitôt traduite dans les « Annals and Magazine of natural History » (1852). Cette traduction fut cependant suivie de quelques observations critiques.

En 1860 et 1861, BAUR rechercha à Trieste les « *tubes à Gastropodes* » de J. MÜLLER et en recueillit un grand nombre. Il trouva que la proportion des Synaptes parasitées s'élevait à environ 1/200e; ce faible pourcentage lui indiquait déjà que ces « *tubes à Gastropodes* » n'étaient pas des organes essentiels de l'Holothurie.

BAUR fit une étude anatomique très complète de ces formations et affirma que

---

[1] Une deuxième espèce d'*Entoconcha*, l'*E. mülleri*, a été trouvée par SEMPER. Elle vit fixée au cloaque de l'*Holothuria edulis* LES.

ce n'étaient pas des parties de la Synapte et que tout le tube devait être considéré comme un animal adulte, se rattachant aux Gastropodes apneustes ou abranchiés, et auquel il donna le nom d'*Helicosyrinx parasita*, le terme d'*Entoconcha mirabilis* ayant été appliqué par J. Müller aux formes larvaires de cette espèce. Cependant le nom de J. Müller a prévalu et sert actuellement pour désigner ce Gastropode parasite.

Les *Entoconcha* présentent de grandes variations de taille ; les plus grands exemplaires ont 8 cm de longueur et 3 mm. de diamètre, tandis que les plus petits ont 2,3 mm. Leur corps est souvent contourné en une spirale irrégulière ; il est presque cylindrique mais s'atténue aux extrémités ; il présente un léger renflement médian. Les téguments sont transparents et ont une surface extérieure lisse ou striée transversalement.

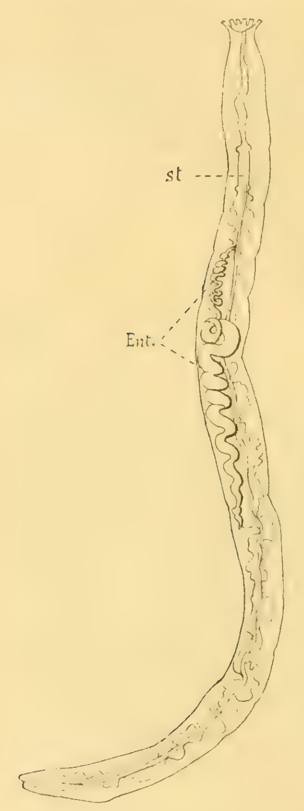


Fig. 39. — *Entoconcha mirabilis* à l'intérieur d'une *Synapta digitata* (d'après Baur).

En général, l'extrémité verdâtre se termine en une sorte de bouton qui pénètre à travers une fente dans le vaisseau ventral (*vv*, Fig. 40) de l'intestin de la Synapte et se fixe ainsi toujours un peu en arrière de l'estomac (*st*, Fig. 39). Müller et Baur ont observé quelques rares cas où l'*Entoconcha* était fixée d'une part au vaisseau et d'autre part vers l'anneau calcaire. J. Müller a même signalé un jeune individu qui ne présentait qu'une fixation céphalique et dont le reste du corps était libre dans la cavité générale de son hôte.

Généralement la région de fixation ou région proximale est de coloration verte ou brune ; elle contient un tube digestif (*i*, Fig. 40) très simple qui s'étend sur le tiers du corps ; cet intestin est clos dans sa partie distale et s'ouvre par la bouche (*b*) au sommet du bouton de fixation. Les deux autres tiers du parasite ont une coloration plus ou moins orange et leur extrémité libre présente une ouverture génitale qui s'ouvre dans la cavité générale

de l'hôte. Cette portion de l'*Entoconcha* est surtout formée par un pseudopallium (*ps*) limitant une cavité incubatrice où se trouvent un grand nombre de vésicules (*vo*) sphériques, transparentes, qui renferment chacune une vingtaine d'œufs ou d'embryons. Entre cette chambre incubatrice et le tube digestif se trouve situé l'ovaire (*ov*) formant une masse dendritique de couleur orange.

La structure anatomique de l'*Entoconcha* est insuffisamment connue et, en se servant de la technique moderne, il serait utile d'en faire une étude plus complète que celle fournie par Baur.

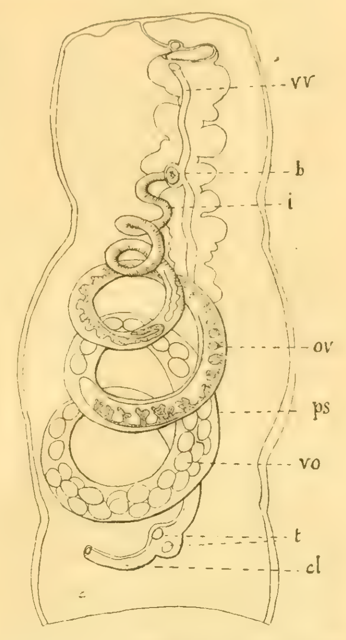


Fig. 40. — *Entoconcha mirabilis* (d'après Baur).

La paroi externe du corps est constituée par un épithélium doublé par des fibres musculaires transversales et longitudinales qui, par leur contraction, produisent la torsion du corps.

Le parasite est fixé dans le vaisseau sanguin d'une manière tout à fait mécanique, comme une sorte de canule à extrémité terminale renflée ; aussi est-il difficile de l'en séparer sans briser soit le vaisseau soit le corps du Gastropode. Cependant une certaine indépendance existe entre le parasite et le vaisseau, c'est ainsi que les mouvements de ce dernier ne se transmettent pas à l'*Entoconcha*. D'ailleurs il n'y a aucune continuité entre les tissus de l'hôte et ceux du parasite : la ciliation qui recouvre le vaisseau ne se retrouve pas à la surface de l'*Entoconcha*.

L'intestin du parasite joue un rôle passif ; sa paroi est constituée par un épithélium cylindrique contenant des granules de pigment et de graisse mais, d'après Baur, aucun mouvement cilié ou contractile ne permet le renouvellement du contenu intestinal ; ce sont les contractions du vaisseau qui provoquent la circulation du sang dans l'intérieur du tube digestif, la bouche se maintenant constamment ouverte dans la lumière du canal.

A part ce tube digestif réduit à sa plus simple expression, l'organisation viscérale ne comprend plus que l'appareil génital. BAUR n'a trouvé ni système nerveux, ni appareil respiratoire. L'appareil génital est constitué par une glande génitale femelle ou ovaire (*ov*), placée entre le fond de l'intestin et la chambre incubatrice, et par un testicule (*t*) toujours situé dans le renflement de cette chambre. Chez certains exemplaires on ne trouve plus trace de cette glande mâle. L'ovaire est un sac allongé, lobé et de coloration rougeâtre. D'après BAUR, il serait clos à ses deux extrémités ; sa portion distale est renflée tandis que sa portion proximale se recourbe et doit se continuer très probablement par un oviducte à paroi glandulaire, qui fonctionne comme une glande coquillière ou à albumen, dont le produit de sécrétion constitue les enveloppes ovulaires.

Le testicule est formé par un nombre variable de vésicules arrondies ou allongées dont la paroi est contractile. Dans l'intérieur de ces sacs se trouvent des spermatogonies à différents stades de développement ou des amas de spermatozoïdes à tête en bâtonnet très long et tordu et dont le filament caudal est très délié. Les vésicules spermatiques ne paraissent avoir aucune relation avec la chambre incubatrice, aussi SCHIEMENZ les avait-il considérées comme des spermatophores. La comparaison avec ce qui a lieu chez *Enteroxenos* paraît confirmer l'interprétation de MÜLLER et BAUR ; mais, ici, les vésicules peuvent faire saillie et se détacher de la paroi du corps, ce qui est démontré par l'apparence de bourgeonnement signalé déjà par BAUR en 1864.

3. **Enteroxenos** BONNEVIE.

L'*Enteroxenos östergreni* représente le plus dégradé des Gastropodes endoparasites actuellement connus. C'est au cours d'une révision des Holothuries de Norvège qu'Hj. OSTERGREN l'a découvert en 1896, à Bergen, dans l'intérieur de *Stichopus tremulus*. Ce parasite a ensuite été recueilli, dans le même hôte, par HJORT sur les côtes occidentales de Norvège. Son étude détaillée a été faite avec beaucoup de soin par Mademoiselle BONNEVIE. Aussi est-ce la forme d'endoparasite la mieux connue et dont les données peuvent fournir de précieuses indications sur l'anatomie et l'évolution des autres genres.

En ouvrant longitudinalement un *Stichopus tremulus* infesté, les parasites apparaissent sous la forme de sacs allongés, vermiformes, blancs ou jaunâtres. On trouve parfois plusieurs parasites dans le même hôte ; mais les *Stichopus* parasités sont relativement rares.

Les *Enteroxenos* ainsi observés présentent des différences de

taille très marquées et leur longueur maximum varie entre 10 à 15 cm. Ces formes de grandes dimensions sont toujours libres dans la cavité générale de leur hôte, tandis que les plus petites sont généralement fixées à la région tout à fait antérieure de l'intestin, celle qui se maintient en place lorsque le tube digestif est rejeté à l'extérieur. Les individus de plus petite taille sont les plus solidement fixés à l'intestin (Fig. 41). Parfois on observe des *Enteroxenos* fixés au cloaque, aux organes arborescents et à l'oviducte.

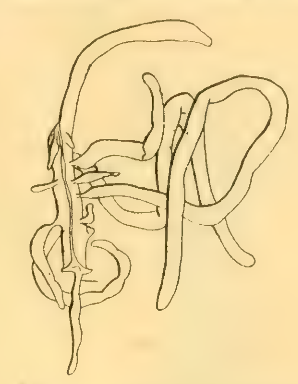


FIG. 41. — Portion d'intestin de *Stichopus tremulus* avec des *Enteroxenos* de différentes tailles (d'après Mlle BONNEVIE).

Aux différences de taille correspondent des modifications externes très marquées. Les individus de 6 à 8 cm. sont sexués ; ils ont l'apparence de tubes clos sans ouverture externe et dont le diamètre est de 4 à 5 mm. ; leur surface externe est lisse, blanche et transparente. Vers la région de fixation ou région proximale, le diamètre du tube diminue brusquement et il se forme un très court pédoncule d'1 à 2 mm. de longueur, qui relie le parasite à la paroi intestinale de l'hôte.



FIG. 42. — Individu âgé d'*Enteroxenos* (d'après Mlle BONNEVIE).

A mesure que le parasite s'accroît, le pédoncule d'attache devient de plus en plus long et mince et les relations avec l'Holothurie s'atténuent progressivement. En même temps l'apparence externe du parasite se modifie : de vermiforme il devient moniliforme. Les renflements, en nombre variable, ont une paroi distendue et amincie et sont reliés les uns aux autres par des parties étroites cylindriques, à parois épaisses et opaques. Ces

vésicules apparaissent irrégulièrement et présentent, chez l'animal vivant, des déplacements très faibles et lents. La ponte est surtout localisée à l'intérieur de ces renflements (Fig. 42).



Fig. 43. — Coupe longitudinale schématique d'un *Enteroxenos* de 40mm. de long (d'après Mlle Bonnevie),

La structure de l'animal adulte est très simple (Fig. 43). Le tube limite une grande cavité centrale (*c*) qui s'étend sur toute la longueur du parasite ; dans la région distale, elle se termine en cœcum, tandis que, dans la région proximale, elle se continue par un fin canal cilié (*cl*), qui a 5 mm. de longueur chez un animal de 15 cm. et qui traverse excentriquement le pédoncule épaissi.

Les seuls organes viscéraux sont les organes génitaux, qui comprennent un ovaire et un testicule bien séparés.

L'ovaire (*ov*) s'étend suivant une des génératrices du corps, sous la forme d'un tube ondulé, à courtes évaginations et disposé entre la cavité centrale et la paroi externe. Il est clos à l'extrémité proximale ; vers la région distale, il se recourbe en U et se continue par un oviducte (*od*), qui se termine par un utérus glandulaire venant s'ouvrir dans la cavité centrale, au niveau du tiers distal du corps.

Le testicule (*t*) est placé dans la région proximale de la cavité centrale, il n'a que 2 à 3 mm. de longueur et il est constitué par plusieurs vésicules limitées de toutes parts par une mince membrane épithéliale. Dans l'intérieur de ces vésicules se trouvent des spermatozoïdes et des spermatogonies à différents stades de développement. Il n'existe aucun spermiducte.

Les individus de 6 à 8 cm. de longueur ont les organes génitaux les plus développés, car leurs produits n'ont pas encore été rejetés à l'extérieur. L'ovaire ramifié fait alors saillie dans la cavité centrale de telle sorte que celle-ci, observée sur une coupe transversale, a une forme semi-

lunaire (Fig. 44). Chez les mêmes individus le testicule est fortement distendu (Fig. 45).

La paroi de chaque vésicule testiculaire présente une et parfois deux ou trois régions ciliées au niveau desquelles la membrane basilaire est perforée et a la forme d'un crible. Le battement des cils attire les spermatozoïdes en ces points où ils peuvent facilement traverser la paroi et émigrer dans la cavité centrale. Ils sont ensuite entraînés vers la région distale du corps par suite de la présence de régions ciliées autour de l'ouverture utérine, à l'entrée de l'utérus et dans l'oviducte même.

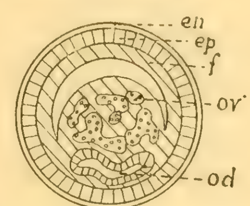


Fig. 44. — Coupe transversale de la partie distale d'*Enteroxenos* (d'après Mlle Bonnevie).

Les spermatozoïdes vont ainsi directement du testicule à l'oviducte où ils fécondent les œufs. Les œufs fécondés sont rapidement rejetés dans la cavité centrale en groupes sphériques entourés chacun par une même enveloppe gélatineuse. Ces sphères d'œufs sont de grosseur très variable ; elles renferment en moyenne de 40 à 60 œufs. Tous les œufs d'une même sphère sont sensiblement au même état de développement. Les phénomènes de maturation ne commencent que dans la cavité centrale. On peut très bien suivre sur un même individu tous les stades de maturation et les premières divisions de l'œuf. A l'aide de ce matériel de choix, Mlle Bonnevie (1904, 1906) a fait toute une série de belles recherches sur les éléments reproducteurs. Ces études, quoique très intéressantes, sont d'ordre purement cytologiques et ne rentrent pas dans le cadre de notre sujet.

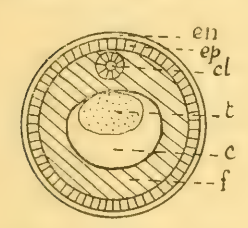


Fig. 45. — Coupe transversale de la partie proximale d'*Enteroxenos* (d'après Mlle Bonnevie).

Les œufs fécondés se développent dans la cavité centrale et donnent naissance à des larves à différents stades. A ce moment l'*Enteroxenos* s'est transformé en un véritable sac à œufs où la cavité centrale sert de chambre incubatrice (Fig. 46).

L'étude histologique de ce parasite, nous montre quelques particularités intéressantes. Ainsi les téguments de l'*Enteroxenos* observés sur des coupes présentent une enveloppe périphérique externe (*en*) de toute autre nature que les couches sous-jacentes et

s'en différenciant, soit par la taille et la structure de leurs noyaux, soit par leur réaction vis-à-vis des agents colorants. Cette enveloppe externe appartient à l'hôte et s'est détachée du tube digestif lorsque le parasite faisait de plus en plus hernie dans la cavité générale du *Stichopus*. Chez les parasites n'ayant pas encore atteint la maturité sexuelle, cette enveloppe présente deux parties dont la plus externe est formée par un épithélium à petits éléments.

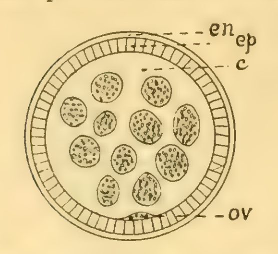


Fig. 46. — Coupe transversale schématique d'un individu âgé d'*Enteroxenos* (d'après Mlle Bonnevie).

C'est sous cette enveloppe (*en*), tout à fait périphérique, dérivant des tissus de l'hôte, que se trouve la paroi proprement dite du parasite qui se compose d'un épithélium externe (*ep*) doublé par des muscles et par un tissu conjonctif (*l*).

L'épithélium est constitué par de hautes cellules, surtout chez les individus jeunes et vers leur région de fixation. A côté de ces éléments de revêtement, se trouvent des cellules en massue renfermant un gros noyau et des gouttelettes de substance brillante ; elles rappellent beaucoup, par leur aspect, les cellules en massues de la peau des Poissons cyclostomes. On ne trouve de tels éléments que chez les *Enteroxenos* de taille moyenne ; ils n'existent pas chez les formes jeunes et très âgées.

Les individus âgés, qui renferment dans leur cavité centrale des larves plus ou moins développées, présentent une couche épithéliale en état de dégénérescence vacuolaire.

Sous l'épithélium externe (*ep*) se trouvent les couches musculaires comprenant des fibres transversales bien développées ; au-dessous sont des faisceaux longitudinaux et du tissu conjonctif formé d'un réseau de cordons autour desquels sont groupées des cellules. L'axe de ces cordons est plus ou moins rigide et est constitué par de la substance intermédiaire.

La cavité centrale est limitée par un épithélium constitué en majeure partie par de hautes cellules mais présentant parfois des éléments glandulaires. Vers l'oviducte et vers le canal, les éléments sont ciliés et, dans le canal cilié, les cellules de la paroi épithéliale sont pourvues de forts cils. Au cours du développement, le canal cilié et toute la région de fixation subiront une dégénérescence.

IV. — *GENRE A PARASITISME SPÉCIAL.*

Ctenosculum Heath.

Heath a décrit, en 1909, sous le nom de *Ctenosculum hawaiiense* un bien curieux type de Gastropode parasite dont la symétrie est nettement bilatérale.

Il a observé ce parasite sur une *Brisinga evermanni* Fisher recueillie par l'« Albatross » au voisinage des îles Hawaï, à une profondeur de 310 brasses. Ce *Ctenosculum* produisait une sorte de tumeur saillante sur un des bras de la *Brisinga* (Fig. 47) ; il n'était pas attaché à son hôte et communiquait à l'extérieur par une sorte de fente de 2 mm. de longueur pratiquée dans les téguments de l'Etoile de mer



Fig. 47. — Kyste dans un bras de *Brisinga* produit par le *Ctenosculum hawaiiense* (d'après Heath).

Son corps (Fig. 48) est globuleux et a une apparence symétrique. Il est de couleur jaune clair et mesure 14 mm. de longueur et 11 mm. de largeur. Il présente une seule ouverture externe bordée par des lèvres saillantes recouvertes par une cuticule munie de dents, d'où le nom de *Ctenosculum* qui lui a été donné. C'est au sein de cette masse globuleuse que se trouve le corps proprement dit du parasite, qui est presque complètement contenu dans une coque protectrice ou pseudopallium fixée à la région frontale de la masse viscérale. Cette enveloppe externe (*bc*, Fig. 49) a ainsi l'allure d'une sorte de capuchon ou bouclier céphalique, qui s'est réfléchi très en arrière sur tout le corps, ne laissant qu'un faible espace entre lui et la paroi externe du corps proprement dit.

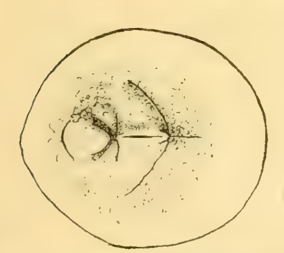


Fig. 48. — *Ctenosculum hawaiiense*, vue ventrale (d'après Heath).

Sur la face ventrale et en avant, le corps proprement dit présente une paire de petits tentacules et une trompe à l'extrémité de laquelle s'ouvre la bouche (*b*) ; cette trompe est plus ou moins cachée par un repli tégumentaire émergeant de sa base. Il est très probable que l'ensemble des tentacules et de la trompe peut être projeté à travers

l'ouverture. En arrière de cette région céphalique, la surface ventrale est légèrement aplatie : mais elle ne présente pas de pied

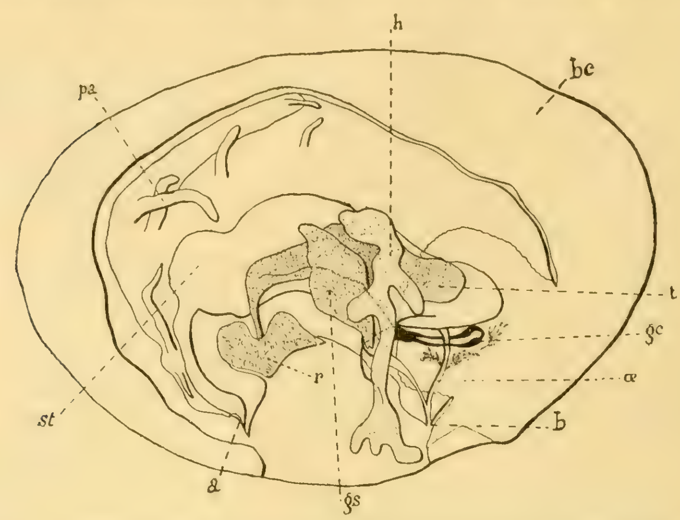


Fig. 49. — *Ctenosculum hawaïiense* avec la moitié gauche du bouclier pseudopalléal enlevée (d'après Heath).

caractérisé et, tout à fait en arrière, le rectum vient s'ouvrir sur une proéminence en fòrme de papille (*a*).

Le corps est recouvert par une cuticule qui est surtout bien développée sur la face ventrale et qui est sécrétée par un épiderme à cellules aplaties.

A un premier examen superficiel, ce parasite a plutôt l'aspect d'un Lamellibranche, quoique la disposition du manteau soit bien particulière.



Fig. 50. — Unique dent radulaire de *Ctenosculum* avec les conduits salivaires s'ouvrant de chaque côté (d'après Heath).

L'étude du tube digestif montre qu'il appartient sûrement aux Gastropodes. En effet, il présente une radula rudimentaire (Fig. 50), réduite à une simple dent, de chaque côté de laquelle viennent aboutir les canaux d'une paire de glandes salivaires très développée (*gs*, Fig. 49), probablement ventrales ; d'autres glandes dorsaless viennent s'ouvrir dans l'œsophage au voisinage de l'estomac. L'estomac (*st*) est un sac volumineux qui s'étend dans la majeure partie du corps proprement dit et dont certaines cellules de la paroi sont fortement

vacuolisées et contiennent des granules jaunâtres. Cet estomac s'étale de chaque côté pour former une poche pourvue de branches secondaires, qui peut être assimilée à un hépatopancréas (*h*). Le tube digestif se termine par un intestin cylindrique revêtu de muscles circulaires et longitudinaux.

Le *Ctenosculum* a un parasitisme assez spécial, car il prend probablement sa nourriture à l'extérieur et les relations avec son hôte doivent se résumer à quelques échanges gazeux ou liquides à travers la paroi du corps en contact avec le fluide cœlomique de la *Brisinga*. Quelques prolongements digitiformes (*pa*), attachés à l'extrémité postérieure de la masse viscérale peuvent être considérés comme des appendices respiratoires. Il existe des lacunes sanguines, mais aucun cœur.

En avant de l'intestin et sous l'estomac se trouve un organe (*r*) qu'Heath considère comme un rein.

Le système nerveux se réduit à un collier nerveux. Celui-ci présente des ganglions cérébroïdes (*gc*) placés en avant du pharynx et reliés par des connectifs aux masses des ganglions pleuro-pédieux plus ou moins fusionnées, placées en arrière du tube digestif et d'où partent quelques nerfs.

Le *Ctenosculum* est hermaphrodite avec des ovaires et des testicules distincts et bien séparés.

Les testicules (*t*) ont, en avant, l'apparence de glandes paires, situées de part et d'autre de l'estomac et dans l'intérieur desquelles se trouvent des spermatogonies. Ces poches testiculaires se réunissent en arrière et se continuent de chaque côté par un canal de très large calibre pourvu de parties glandulaires et ciliées, puis elles se rétrécissent brusquement, donnent en un tube grêle à parois plus épaisses en traversant la masse du rein et viennent s'ouvrir dans un espace en forme de fente situé entre le corps et quelques-uns des lobes rénaux.

L'ovaire est localisé dans le large repli ou pseudopallium entourant le corps; il renferme dans son épaisseur de nombreux œufs contenus dans des sacs grêles. Heath n'a observé aucun oviducte et pense que les œufs doivent s'échapper par la rupture des parois du corps.

La position systématique de ce curieux Gastropode à allure symétrique est assez difficile à indiquer.

Heath admet que le repli enveloppant représente un manteau modifié qui se rapporterait au même type que celui des Aspido-

branches ; le caractère pair du testicule paraît affirmer cette dernière parenté. Mais ces rapprochements sont peu définis et laissent encore beaucoup d'incertitude.

II. — ANATOMIE COMPARÉE DES GASTROPODES PARASITES.

Les précédentes descriptions des divers genres de Gastropodes parasites vont nous permettre de faire maintenant une comparaison entre les différents organes de ces Mollusques, afin de rechercher les modifications anatomiques en relation avec le degré de parasitisme. Dans cette étude d'anatomie comparée nous examinerons successivement chacun des organes en commençant par ceux qui sont communs à tous les Gastropodes et en terminant par des appareils qui paraissent bien spéciaux aux formes parasites. Nous résumerons ensuite l'ensemble des modifications anatomiques.

1. **Coquille et Tortillon viscéral.** — La coquille et le tortillon viscéral ne présentent aucune modification sensible chez un grand nombre de Gastropodes ectoparasites appartenant aux genres *Thyca, Odostomia, Angustispira, Eulima, Pelseneeria* et *Mucronalia*. Leur coquille a une apparence porcelanée et est toujours plus ou moins spiralée. Nous observons une concentration des organes viscéraux dans les derniers tours de spire de l'*Eulima equestris* et des différentes espèces de *Pelseneeria* et de *Mucronalia ;* dans ces deux derniers genres, la coquille est surmontée par un mucron apical. Chez les *Stilifer*, qui présentent un pseudopallium recouvrant plus ou moins la coquille, celle-ci devient mince et cornée. Le *Gasterosiphon* possède encore un tortillon viscéral composé d'un certain nombre de tours de spire ; il est enfermé dans une vaste chambre pseudopalléale, qui communique à l'extérieur par un tube ou siphon; quant à la coquille primordiale, elle a complètement disparu. Celle-ci fait défaut chez tous les Gastropodes endoparasites. L'*Entocolax* et l'*Entoconcha* ne possèdent plus qu'une masse génitale plus ou moins saillante et irrégulière qui correspond au tortillon viscéral. Chez l'*Enteroxenos,* cette masse génitale est incluse dans la paroi du corps et ne fait saillie dans la cavité centrale qu'au moment de la maturité génitale. Quant au *Ctenosculum*, il ne possède aucune coquille et n'a pas de tortillon viscéral.

Ainsi l'étude comparée des Gastropodes ectoparasites et des

Gastropodes endoparasites nous montre la régression et même la disparition de la coquille et du tortillon viscéral à mesure que le parasitisme s'accentue. Cette disparition se trouve confirmée par les données embryologiques des Gastropodes endoparasites : les larves d'*Entoconcha* et d'*Enteroxenos* ont, en effet, un tortillon viscéral spiralé enfermé dans une coquille.

2. **Pied et formations pédieuses.** — Le pied subit lui aussi une réduction, qui peut aller jusqu'à la disparition complète ; ces modifications sont en relation avec l'importance de la vie parasitaire.

Les Pyramidellidées parasites ont un pied bien développé pourvu d'un mentum antérieur et de glandes pédieuses.

La *Pelseneeria turtoni* a une sole pédieuse qui lui permet de se déplacer à la surface de son hôte. Ce pied renferme des glandes pédieuses, mais ne possède aucun opercule. De semblables caractères se retrouvent dans le pied des autres *Pelseneeria* et de *Megadenus.*

Les *Thyca* ont un nouvel organe de fixation, le *pseudopied* ou *disque de fixation ;* aussi le pied proprement dit subit-il une forte réduction. Chez la *Thyca stellasteris*, ce pied renferme encore deux glandes et une aire operculaire ; mais celle-ci ne sécrète plus d'opercule. Chez d'autres *Thyca,* les glandes pédieuses disparaissent et la région operculaire, toujours dépourvue d'opercules, représente le seul vestige du pied proprement dit.

Le pied de l'*Eulima equestris* ne paraît plus servir à la reptation ; il renferme encore deux glandes pédieuses, et il est réduit en grande partie à la région qui supporte l'opercule corné.

Des caractères identiques se retrouvent dans les formations pédieuses des *Mucronalia,* où la région operculaire avec son opercule corné conserve une certaine importance, tandis que les glandes pédieuses paraissent plus réduites.

La réduction du pied s'accentue chez les *Stilifer* et le *Gasterosiphon.* La plupart des *Stilifer* ont le pied très réduit et dépourvu de glandes ; cependant chez le *St. sibogæ*, cette région du corps est très développée et est même enroulée en spirale, mais elle ne fonctionne plus comme organe de locomotion et doit être considérée comme un organe tactile. Le pied du *Gasterosiphon* est rudimentaire et est formé par une paire d'expansions latérales.

On ne retrouve plus aucune formation pédieuse chez le *Ctenosculum* et chez les Gastropodes endoparasites. SCHIEMENZ avait bien

admis que, chez l'*Entocolax*, la fixation devait se faire à l'aide de la glande pédieuse; mais les données actuelles ne permettent pas d'accepter cette opinion (voir p. 39).

3. **Appareil digestif.** — Les modifications de l'appareil digestif sont très variées. Parmi les Gastropodes parasites, le *Ctenosculum hawaiiense*, qui prend encore sa nourriture à l'extérieur, est la seule espèce qui possède une dent radulaire, tandis que toutes les autres formes sont complètement dépourvues de radula. Ce caractère se retrouve chez une *Eulima* parfois commensale, l'*E. distorta*. Toutes ces espèces possèdent une trompe plus ou moins développée, qui peut atteindre de très grandes dimensions, comme on l'observe chez *Eulima equestris*, les diverses *Mucronalia*, certains *Stilifer* (ex. *St. linckiæ*) et surtout chez le *Gasterosiphon*. Cette trompe s'enfonce profondément dans l'hôte et sert de solide organe de fixation. Les *Thyca* ont en général une trompe courte et massive, quoique chez *Thyca crystallina*, elle soit très allongée surtout dans le jeune âge. Toutes les *Thyca* et le *Stilifer sp.* ? de Nierstrasz ont un bulbe pharyngien qui fonctionne comme organe d'aspiration ; chez les autres formes parasites, la musculature disposée tout autour du pharynx joue le même rôle.

L'estomac d'*Eulima* et de quelques *Pelseneeria* a une paroi bien différenciée et distincte des diverticules hépatiques, mais chez d'autres espèces, *E. distorta*, *Megadenus holothuricola* et *Pelseneeria turtoni*, le sac stomacal renferme des éléments hépatiques et par suite il n'y a pas de séparation bien nette entre le foie et l'estomac.

Une boucle intestinale s'observe encore dans le tortillon viscéral de *Stilifer linckiæ*, mais, en général, l'intestin est raccourci chez la plupart des Gastropodes ectoparasites. Le *Gasterosiphon* ne possède pas de rectum ; son appareil digestif se réduit à un œsophage, qui s'ouvre dans une poche stomacale située dans le tortillon viscéral et qui présente sur tout son pourtour un grand nombre de diverticules hépatiques terminés en cœcum.

Les Gastropodes endoparasites présentent la régression la plus grande de l'appareil digestif. *Entocolax* et *Entoconcha* ont une trompe qui renferme dans son intérieur un tube digestif simple terminé en cœcum, tandis que l'*Enteroxenos* est complètement dépourvu de trompe et d'appareil digestif. Les deux espèces connues d'*Entocolax* nous montrent deux stades dans cette

régression. Le tube de l'*E. ludwigii* se divise en deux régions : l'œsophage et l'intestin hépatique ; celui d'*E. schiemenzii*, comme celui d'*Entoconcha*, ne présente plus qu'une région hépatique.

4. **Système nerveux et Organes des sens.** — Le système nerveux des Gastropodes ectoparasites est souvent bien imparfaitement connu. Quant aux Gastropodes endoparasites, ils ne présentent aucune trace de système nerveux et d'organes des sens.

Parmi les Gastropodes ectoparasites : les *Thyca*, *Eulima*, *Pelseneeria* et *Mucronalia* offrent un système nerveux normal, mais très condensé : les ganglions du triangle latéral se trouvent plus ou moins accolés et fusionnés. Cette condensation du système nerveux ne suit pas toujours une progression en relation avec le degré de parasitisme, c'est ainsi que les *Eulima* et les *Pelseneeria* ont un système nerveux plus condensé que celui du *Gasterosiphon*. Dans ce dernier genre on reconnaît encore la torsion de la commissure viscérale que l'on ne retrouve pas dans des formes moins modifiées par le parasitisme. La chiastoneurie a été signalée chez le *Megadenus*, le *Stilifer linckiæ* et les Pyramidellidées parasites.

Ni pour le système nerveux, ni pour les organes des sens l'on ne peut établir de série linéaire montrant les modifications dues à un ectoparasitisme de plus en plus accentué.

Les organes des sens présentent surtout de très grandes variations, qui s'observent parfois dans les espèces d'un même genre. C'est ainsi que les yeux existent chez les Pyramidellidées, les *Eulima*, les *Thyca* et la plupart des *Mucronalia ;* ils sont réduits dans le *Megadenus*. La *Pelseneeria turtoni* possède des yeux, tandis que les autres *Pelseneeria* en sont dépourvues. Les yeux de *Thyca stellasteris* sont enfoncés dans le tissu conjonctif du lobe frontal, alors que ceux des autres espèces de ce genre sont plutôt superficiels. Mais c'est surtout parmi les *Stilifer* que l'on observe les plus grandes variations : des yeux existent chez le *St. linckiæ* et le *St. celebensis ;* ils sont enfoncés dans les tissus du *St. sibogæ* et n'existent plus chez le *St. sp* ? de NIERSTRASZ.

De très grandes modifications s'observent au point de vue des tentacules. Ceux-ci sont aplatis chez les Pyramidellidées parasites ; ils sont allongés chez les *Mucronalia* et chez *Eulima equestris*. Le *P. turtoni* a des tentacules en massue, tandis que les autres *Pelseneeria* ont un repli tentaculaire qui se soude aux expansions pédieuses pour constituer la collerette pseudopalléale. Parmi les

Stilifer, le *St. celebensis* a des tentacules indistincts ; le *St. sibogæ* et probablement le *St. sp.* ? de NIERSTRASZ ont une tête avec des portions tentaculaires, tandis que le *St. linckiæ* ne possède aucun tentacule.

Le *Gasterosiphon* et le *Ctenosculum* ne présentent ni yeux ni tentacules.

Les otocystes paraissent être les organes des sens qui persistent le plus longtemps ; on les retrouve chez toutes les formes ectoparasites et même chez le *Gasterosiphon*. Ils sont toujours au contact des ganglions pédieux et ne renferment qu'un seul otolithe.

5. **Organes du Complexe palléal.** — Nous n'envisagerons qu'une partie des organes du complexe palléal : la branchie, le rein et le cœur.

Le cœur des *Thyca, Eulima* et *Megadenus* correspond à celui des Streptoneures : il comprend une oreillette et un ventricule enfermés dans un péricarde. Cet organe est peu développé chez quelques *Pelseneeria*, où l'on trouve par contre de grands sinus sanguins. Le *Gasterosiphon* ne possède pas d'organe propulseur ; mais il a de vastes lacunes sanguines. Quant aux Gastropodes endoparasites, ils ne présentent souvent pas trace d'appareil circulatoire ; ils possèdent parfois des lacunes sanguines.

Les modifications de l'appareil circulatoire sont en relation avec celles de l'appareil respiratoire. En effet, les *Thyca, Odostomia Angustispira, Eulima, Megadenus, Mucronalia* et *Stilifer* ont tous une branchie normale. Une glande hypobranchiale se trouve chez le *Megadenus holothuricola*. Le *Gasterosiphon deimatis* n'a pas de branchie et présente quelques appendices digités disposés sur le dernier tour de spire du tortillon viscéral ; des digitations analogues se retrouvent chez le *Ctenosculum hawaiiense*. Le *Gasterosiphon* possède de nombreuses lacunes sanguines, situées dans le pseudopallium et dans la trompe, qui facilitent les échanges respiratoires avec l'hôte.

Les Gastropodes endoparasites ne présentent aucun appareil respiratoire différencié.

Quant aux données sur l'appareil excréteur, elles sont très incomplètes. La présence d'un rein est signalée chez les *Thyca, Eulima equestris*, *Pelseneeria, Megadenus* et *Ctenosculum*. VOIGT admet comme rein de l'*Entocolax* un organe sacciforme que M[lle] BONNEVIE croit plutôt correspondre à un testicule.

Quoique nos connaissances soient bien imparfaites sur le cœur et le rein des Gastropodes parasites, elles nous montrent suffisamment une régression du complexe palléal. Ce complexe est encore normalement constitué chez beaucoup de Gastropodes ectoparasites, mais il disparaît complètement chez le *Gasterosiphon* et chez tous les Gastropodes endoparasites. En même temps on observe le développement d'un système de lacunes sanguines réparti dans tout le corps qui permet de faciles échanges osmotiques entre le parasite et l'hôte.

6. **Appareil génital.** — L'appareil génital a toujours un grand développement chez les Gastropodes parasites.

Parmi les Ectoparasites, les *Thyca, Eulima, Mucronalia* et *Megadenus* sont des formes unisexuées. *Thyca stellasteris* et *Megadenus holothuricola* présentent un dimorphisme sexuel bien marqué : le mâle est de plus petite taille que la femelle. Chez la *Thyca stellasteris,* le mâle est environ trois fois plus petit que la femelle et paraît avoir une organisation plus primitive. Ce dimorphisme sexuel n'est pas exclusif aux Gastropodes parasites, car on le trouve aussi marqué chez des formes libres ; ainsi PELSENEER (1902) en a signalé un très bel exemple chez *Lacuna pallidula* DA COSTA. Les autres Gastropodes ectoparasites, comprenant les Pyramidellidées parasites, les *Pelseneeria*, quelques *Stilifer* et le *Gasterosiphon,* sont hermaphrodites. *Pelseneeria turtoni* possède un organe d'accouplement pourvu d'un aiguillon, mais *Gasterosiphon* en est complètement dépourvu et l'autofécondation est alors obligatoire.

Parmi les Gastropodes endoparasites, *Entocolax* serait unisexué [VOIGT (1888)] et les deux genres *Entoconcha* et *Enteroxenos* seraient hermaphrodites autogames. Mlle BONNEVIE pense qu'*Entocolax* doit lui aussi être hermaphrodite. Si cette opinion est exacte, tous les Gastropodes endoparasites et quelques Gastropodes ectoparasites sont hermaphrodites alors que certains ectoparasites sont unisexués.

La comparaison de ces deux séries de formes nous permet de rechercher s'il existe quelque relation entre l'apparition de l'hermaphroditisme et l'importance du parasitisme.

Dans cette étude, les Pyramidellidées parasites doivent être mises à part puisque des représentants libres de cette famille sont déjà hermaphrodites, ce qui est exceptionnel parmi les Streptoneures

marins. Il n'en est plus de même pour les Eulimidées, dont les formes libres sont toujours unisexuées, tandis que les espèces parasites sont ou unisexuées ou hermaphrodites. Comme espèces unisexuées parasites, nous connaissons *Eulima equestris, Megadenus holothuricola, Stilifer linckiæ.* Aux espèces hermaphrodites se rattachent les *Pelseneeria,* le *Stilifer sp?*, le *S. sibogæ* et le *Gasterosiphon.* Or nous remarquons que l'*Eulima equestris,* représentant l'espèce la moins modifiée par le parasitisme, est encore unisexuée comme les autres *Eulima* libres ou semi-parasites.

L'hermaphroditisme se rencontre chez le *Gasterosiphon*, qui est l'Eulimidée la plus modifiée par le parasitisme puisqu'elle sert de transition entre les Gastropodes ectoparasites et les Gastropodes endoparasites. De la comparaison de ces deux formes extrêmes de parasites, on peut déduire : 1° que l'*hermaphroditisme*, chez les Eulimidées parasites, *est une acquisition secondaire,* puisque les formes libres primitives sont unisexuées ; 2° que cette modification se produit chez l'espèce présentant le parasitisme le plus accentué.

En examinant les autres Eulimidées parasites qui, au point de vue des modifications parasitaires, se répartissent entre ces deux extrêmes, on hésite pour généraliser cette deuxième conclusion. En effet, le *Stilifer linckiæ,* quoiqu'ayant un pseudopallium plus développé que le *Stilifer sibogæ* et le *Stilifer sp?,* est resté unisexué pendant que les deux autres espèces sont hermaphrodites. Le genre *Megadenus* présente un dimorphisme sexuel bien net tandis que les *Pelseneeria*, qui apparaissent comme moins modifiées, sont hermaphrodites. Il faut reconnaître qu'il est difficile d'évaluer pour ces termes de transition l'importance du parasitisme parce que, à ce point de vue, ces espèces ne se répartissent pas dans une simple série linéaire progressive.

Cependant la comparaison des autres familles de Gastropodes parasites paraît vérifier cette deuxième proposition.

La *Thyca stellasteris,* peu modifiée par le parasitisme, est unisexuée comme les Capulidées libres et présente seulement un dimorphisme sexuel bien marqué ; tandis que les Endoparasites vermiformes, *Entoconcha, Enteroxenos* (et peut-être aussi *Entocolax*) sont hermaphrodites. Il résulte de cette étude comparée que :

1° l'*hermaphroditisme,* chez beaucoup de Gastropodes parasites, *est une acquisition secondaire ;*

2° qu'il apparaît surtout chez les formes les plus modifiées par le parasitisme.

PELSENEER (1896) a déjà indiqué que l'hermaphroditisme des Mollusques est secondairement acquis ; d'après ce savant, il s'est établi sur l'état femelle ; le pénis étant une néoformation, la forme femelle est ainsi complètement remplacée par une forme hermaphrodite normale ; quant aux mâles, ils sont généralement dégradés et peuvent disparaître. L'absence d'organe d'accouplement chez beaucoup de formes parasites hermaphrodites, la disposition des canaux génitaux et leurs annexes, semblent bien indiquer que l'hermaphroditisme s'est établi sur des individus femelles. Le pénis de *Pelseneeria turtoni* avec sa constitution si particulière paraît être une néoformation que l'on ne trouve pas chez les autres *Pelseneeria*. Les femelles de *Thyca stellasteris* ont une organisation plus complexe que les mâles. Peut-être trouvera-t-on, chez des formes voisines du *Gasterosiphon* ou des *Gastropodes endoparasites*, des mâles complémentaires à côté des formes hermaphrodites. SCHIEMENZ (1889) avait même admis que les vésicules testiculaires d'*Entoconcha* devaient être considérées comme des spermatophores ou des mâles nains. Cette interprétation ne repose sur aucune observation et les recherches faites sur *Enteroxenos* ne permettent pas de l'accepter.

Doit-on considérer comme une larve progénétique, pouvant fonctionner comme mâle complémentaire, la forme larvaire que NIERSTRASZ (1909) a trouvée dans la cavité palléale dn *Stilifer sibogœ* ? Cet embryon véligère avait deux tentacules et renfermait un ovaire et un testicule arrivé en partie à complète maturité.

Les Gastropodes parasites et hermaphrodites présentent toute une série de variations au point de vue des glandes génitales et des conduits génitaux.

Les Pyramidellidées parasites ont une glande hermaphrodite sans région mâle et femelle distincte ; ils ne possèdent qu'un seul canal hermaphrodite muni de glandes accessoires.

Les autres ectoparasites hermaphrodites ont une glande génitale mâle bien séparée de la glande femelle. Les *Pelseneeria* et le *Stilifer sp.* de NIERSTRASZ ont un canal hermaphrodite unique. Le *Stilifer sibogœ* et le *Gasterosiphon deimatis* ont un spermiducte et un oviducte d'abord bien séparés sur une partie de leur trajet, mais qui se réunissent ensuite en un seul canal. Tous ces Gastropodes

ectoparasites ont une glande coquillière qui atteint parfois un très grand développement.

Les deux formes endoparasites, *Entoconcha* et *Enteroxenos*, ont leur glande mâle et femelle bien distinctes. L'ovaire a la forme d'un U à branches inégales dont la plus petite forme l'oviducte ; les testicules comprennent un certain nombre de vésicules sans canal évacuateur et disposées vers l'ouverture de la cavité centrale. Comme chez le *Gasterosiphon*, l'autofécondation est obligatoire chez l'*Entoconcha* et l'*Enteroxenos*.

La régression de plus en plus grande du tortillon viscéral des Gastropodes parasites a nécessité la migration des glandes génitales dans les nouvelles formations pseudopalléales. C'est ce que l'on observe surtout chez les Gastropodes endoparasites. L'ovaire d'*Entoconcha*, comme celui d'*Entocolax*, occupe la majeure partie du rudiment de tortillon, tandis que les testicules ont émigré assez en avant dans le pseudopallium. Dans l'*Enteroxenos*, l'ovaire a de même subi une migration et est venu se placer dans le pseudopallium, un peu en arrière des vésicules testiculaires.

Le *Ctenosculum* présente aussi une migration des glandes génitales ; mais ce sont les ovaires qui sont localisés dans le bouclier pseudopalléal tandis que les testicules restent dans le corps proprement dit.

Les vésicules testiculaires d'*Entoconcha* et d'*Enteroxenos*, de même que l'ovaire de *Ctenosculum*, ne présentent pas de canaux évacuateurs.

Le tableau suivant résume les principales modifications que l'on constate dans l'appareil génital des Gastropodes parasites :

Eulima equestris........	*dioïcité.*
Thyca stellasteris........ *Megadenus holothuricola.*	*dimorphisme sexuel*, mâle beaucoup plus petit que la femelle.
Pelseneeria turtoni.......	*hermaphroditisme réciproque ;* organe d'accouplement avec aiguillon ; glande hermaphrodite avec régions mâle et femelle différenciées ; un canal hermaphrodite.
Gasterosiphon deimatis..	*hermaphroditisme autogame ;* pas d'organe d'accouplement ; ovaire avec oviducte et testicules avec spermiducte.
Entoconcha mirabilis....	*hermaphroditisme autogame ;* ovaire et oviducte encore localisés dans le tortillon viscéral ; vésicules testiculaires sans spermiducte, logées dans le pseudopallium.
Enteroxenos Östergreni..	*hermaphroditisme autogame ;* ovaire et vésicules testiculaires dans le pseudopallium ; oviducte seulement mais pas de spermiducte.

Ce tableau montre bien que l'hermaphroditisme est une acquisition secondaire, car il apparaît surtout chez les formes les plus modifiées par le parasitisme. Dans ces espèces l'autofécondation devient la règle et la séparation des portions mâles et femelles des organes génitaux est de plus en plus marquée.

Ponte et mode d'incubation. — Les œufs d'*Angustispira* et de *Pelseneeria* sont agglutinés et déposés sur leur hôte. Les pontes de *Pelseneeria* sont parfois en grand nombre sur un même Oursin (Fig. 18); elles sont sphériques ou ovales et sont constituées par l'agglomération de 50 à 100 œufs enfermés dans une enveloppe commune. C'est dans cette enveloppe gélatineuse que les œufs subissent leur développement et donnent naissance aux embryons.

Les œufs de *Megadenus* sont aussi groupés en grand nombre dans des cocons ovalaires pédonculés qui sont fixés sur la coquille du mâle et protégés par son pseudopallium. Nierstrasz (1909) a trouvé dans la cavité palléale du *Stilifer sibogæ* des œufs en voie de division.

Les œufs du *Gasterosiphon* sont pondus après avoir été fécondés; ils sont agglutinés les uns aux autres par une substance gélatineuse et constituent un cordon spiralé tout autour du tortillon viscéral. Ils seront ainsi incubés dans la cavité pseudopalléale. C'est de la même façon que se fait l'incubation des œufs d'*Entocolax*, d'*Entoconcha* et d'*Enteroxenos*.

7. **Organes spéciaux** (*Pseudopallium et Pseudopied ou disque de fixation*). — Deux organes bien particuliers ne se trouvent que chez certains Gastropodes parasites, ce sont: le pseudopied ou disque de fixation des *Thyca* et le pseudopallium ou collerette protectrice des Eulimidées parasites et des Entoconchidées.

Le pseudopied forme une sorte de disque qui pénètre plus ou moins profondément dans les téguments de l'hôte et au centre duquel s'ouvre la bouche. Il est formé en grande partie par des productions pédieuses; sa portion antérieure paraît être d'origine céphalique.

La collerette pseudopalléale enveloppe progressivement la région antérieure du corps. Malgré une apparence externe semblable, cette collerette provient parfois de formations bien distinctes. C'est ainsi que, chez *Pelseneeria turtoni*, ce pseudopallium comprend des replis latéraux du pied et un repli tentaculaire, qui vont se souder entre eux chez les autres *Pelseneeria* et constituer ainsi une collerette continue à bords plus ou moins lobés. Mais chez *Eulima*,

Mucronalia, *Megadenus* et *Stilifer*, cette collerette pseudopalléale naît tout autour de la trompe et est d'origine céphalique ; suivant les espèces son développement est plus ou moins grand. *Eulima equestris* et *Mucronalia sp.* ? de KÜKENTHAL ne présentent que des ébauches pseudopalléales qui constituent un faible épaississement vers la base de la région renflée de la trompe, au point où celle-ci émerge de l'hôte. *Mucronalia palmipedis* possède un entonnoir pseudopalléal visible extérieurement et dont l'ouverture élargie n'atteint pas la partie inférieure du tortillon viscéral. Le pseudopallium du *Stilifer sibogæ* n'embrasse que le dernier tour de spire et laisse la coquille libre ; chez le *St. celebensis*, cette formation ne recouvre pas complètement la coquille dont les trois premiers tours restent découverts, tandis que chez le *St. linckiæ* le pseudopallium enveloppe toute la région viscérale.

Le *Gasterosiphon* présente un développement exagéré du pseudopallium ; celui-ci n'a plus l'allure d'une simple collerette, mais ressemble à une sorte de cloche tubulée recouvrant tout le tortillon viscéral. Un tube ou siphon met en communication la cavité pseudopalléale avec l'extérieur. La paroi mince de ce pseudopallium est soutenue du côté interne par une coquille de formation secondaire placée près de l'ouverture du siphon.

Cette disposition du pseudopallium du *Gasterosiphon* nous permet de bien saisir ce que l'on observe chez les Gastropodes endoparasites, où le pseudopallium limite une cavité centrale qui se prolonge à l'une des extrémités du corps par un canal cilié. Dans cette cavité centrale, la masse génitale fait plus ou moins saillie. Chez l'*Enteroxenos*, l'ovaire reste inclus dans un côté de la paroi et ne proémine dans la cavité centrale que lors de la maturité génitale.

Le rôle de ce pseudopallium a donné lieu à diverses interprétations ; il paraît d'ailleurs varier avec le développement de cet organe. Chez le *Stilifer linckiæ*, où le pseudopallium est fortement musculeux, les SARASIN le considèrent comme un appareil d'aspiration assurant le renouvellement de l'eau autour de la branchie.

SCHIEMENZ, KÜKENTHAL et ROSEN pensent que ce pseudopallium joue plutôt un rôle protecteur pour le parasite : son développement devenant de plus en plus grand à mesure que le Gastropode s'enfonce dans son hôte. Cette formation paraît ainsi protéger le parasite contre l'enkystement dû à la régénération des tissus lésés et maintenir

les relations avec l'extérieur afin de permettre la respiration et le rejet des produits d'excrétion et des éléments génitaux.

Nous observons ce rôle protecteur du pseudopallium déjà chez les *Pelseneeria*. Ces Gastropodes ectoparasites sont dépourvus d'opercule et ne se rétractent plus complètement dans leur coquille ; leur collerette pseudopalléale semble les protéger contre l'atteinte des piquants d'Oursin ; de plus la disposition de la région ciliée facilite le renouvellement de l'eau autour de la branchie.

Mais comme ROSEN le fait justement remarquer, les *Megadenus*, qui ont cependant un pseudopallium bien développé, n'offrent pas le même mode de vie que les *Stilifer*. A part une portion de la trompe qui traverse la paroi des organes arborescents de l'Holothurie, tout le reste de l'animal est placé dans un espace libre où le renouvellement de l'eau et le rejet des produits génitaux et d'excrétion sont assurés par l'hôte lui-même. D'après ROSEN, le pseudopallium aurait surtout, dans ce cas, une fonction protectrice contre les variations de pression du milieu. Le pseudopallium du mâle de *Megadenus* sert aussi à abriter la ponte et l'on constate qu'il est beaucoup plus développé que celui de la femelle.

Cette tendance du pseudopallium à constituer une chambre incubatrice est surtout bien marquée chez le *Gasterosiphon*, où, par suite de l'absence d'anus et de rein, les produits qui s'accumulent dans la cavité pseudopalléale sont exclusivement des éléments génitaux. La faible musculature du pseudopallium assure, par ses contractions rythmiques, le renouvellement de l'eau tout autour de la région viscérale.

Chez les Gastropodes endoparasites, le pseudopallium fonctionne exclusivement comme chambre incubatrice, où les œufs subissent les premiers stades de développement. La forme la plus modifiée par l'endoparasitisme, l'*Enteroxenos*, est entièrement constituée par le pseudopallium ; son organisation se réduit aux organes génitaux et à la chambre incubatrice. La nutrition de l'*Enteroxenos* ne peut se faire que par osmose à travers la paroi pseudopalléale. De semblables échanges nutritifs à travers le pseudopallium doivent d'ailleurs se produire chez le *Gasterosiphon* et les autres Endoparasites.

L'origine du pseudopallium des Eulimidées a été très discutée. Les SARASIN avaient émis l'opinion que, chez les *Stilifer*, cet organe était un dérivé du velum larvaire. Dans une courte analyse du travail des SARASIN faite en 1888 à la Société malacologique belge, PELSENEER

fit remarquer, le premier, que cette hypothèse n'était pas admissible, car il n'y a pas d'exemple de persistance du velum chez aucun Mollusque et, si cet organe larvaire se maintenait, il devrait être tout entier au dos de l'ouverture buccale alors que chez le *Stilifer* le pseudopallium entoure la bouche de toutes parts. En se basant sur les relations anatomiques et l'innervation de ce pseudopallium, Pelseneer conclut que cet organe doit être considéré comme une prolifération de la région céphalique antérieure. Presque en même temps Schiemenz (1889) émettait la même critique mais fit dériver en partie le pseudopallium des *Stilifer* du pseudopied des *Thyca* (Fig. 59).

Le pseudopallium de la plupart des Eulimidées parasites correspond à une formation exclusivement céphalique, dont on observe l'accroissement progressif dans une étude comparée d'*Eulima,* de *Mucronalia,* de *Stilifer,* et de *Gasterosiphon.* Cependant chez *Pelseneeria*, le pseudopallium a une origine mixte, sa portion antérieure provient d'un repli frontal, tandis que les parties latérales sont des expansions pédieuses.

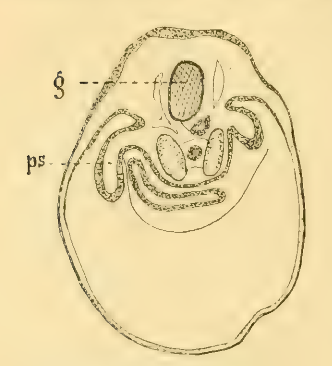


Fig. 51. — Coupe de la larve de *Stilifer sp.,* (d'après Nierstrasz).

Le peu de données fournies par Nierstrasz sur le développement de quelques *Stilifer* nous montrent que le pseudopallium apparaît de très bonne heure chez les embryons et présente dès son début une grande importance (*ps*, Fig. 51). On ne retrouve pas, lors de son accroissement, de semblables stades à ceux fournis par l'anatomie comparée.

La formation qui entoure complètement le corps du *Ctenosculum* est de tout autre nature que le pseudopallium des Eulimidées parasites. C'est une sorte de bouclier céphalique qui a subi un accroissement considérable et dont la disposition rappelle le manteau des Lamellibranches. A son intérieur se trouve la glande génitale femelle. Cet organe tout en jouant un rôle protecteur pour le parasite doit lui servir aussi pour des échanges nutritifs avec son hôte.

RÉSUMÉ DES MODIFICATIONS ANATOMIQUES DES GASTROPODES PARASITES.

Après ces études comparées des différents organes des Gastropodes parasites, il est intéressant de faire un résumé d'ensemble des modifications anatomiques présentées par ces Mollusques afin de mieux saisir leurs relations avec le degré de parasitisme.

Les Gastropodes les moins modifiés, avec leur tortillon spiralé recouvert d'une coquille porcelanée, présentent encore tous les caractères externes des Streptoneures. Cependant les *Stilifer* n'ont plus qu'une coquille mince et cornée recouverte en partie par une nouvelle formation cutanée, le pseudopallium. Le *Gasterosiphon* ne possède plus de coquille, mais son tortillon viscéral est bien développé et a encore plusieurs tours de spire. Les Gastropodes endoparasites sont des Mollusques nus, vermiformes, complètement dépourvus de coquille. *Entocolax* présente encore une masse viscérale saillante, mais non spiralée. Cette saillie viscérale est très faible chez *Entoconcha* et ne s'observe plus chez *Enteroxenos*.

Le nouveau mode de fixation des Gastropodes parasites a eu pour conséquence la réduction du pied. Si certaines formes comme les Pyramidellidées parasites et *Pelseneeria turtoni* ont encore une sole pédieuse très développée pouvant servir à la reptation ; d'autres espèces comme *Eulima equestris* et toutes les *Mucronalia* ont un pied presque réduit à la région operculaire. Les *Thyca*, la plupart des *Stilifer* et le *Gasterosiphon* n'ont plus que des ébauches pédieuses; ces dernières font complètement défaut chez tous les Gastropodes endoparasites.

A part l'appareil génital, tous les organes internes de Gastropodes parasites subissent eux aussi une régression. Tous les Gastropodes parasites, sauf le *Ctenosculum* et l'*Enteroxenos*, ont une trompe plus ou moins développée ; leur tube digestif toujours dépourvu de radula présente un développement plus ou moins grand. Le *Stilifer linckiæ* possède encore une boucle intestinale s'ouvrant par un anus dans la cavité palléale. Le *Gasterosiphon* n'a plus ni rectum, ni anus ; son œsophage s'ouvre dans une volumineuse poche stomacale en relation avec de nombreux diverticules hépatiques. L'*Entocolax* et l'*Entoconcha* n'ont plus qu'un simple tube digestif terminé en cœcum et localisé dans la trompe. Quant à l'*Enteroxenos*, il ne possède ni trompe ni appareil digestif.

On retrouve un cœur et une branchie chez les Gastropodes ectoparasites, mais le *Gasterosiphon* et les Gastropodes endoparasites ne présentent aucun de ces organes ; leur respiration est essentiellement cutanée et les phénomènes d'osmose sont facilités par suite du grand développement de lacunes sanguines.

Le système nerveux et les organes des sens subissent de grandes variations. Les Gastropodes ectoparasites ont un système nerveux très condensé; la commissure viscérale tordue, caractéristique des Streptoneures, n'a été observée que chez quelques espèces ; le *Gasterosiphon* présente une légère détorsion. Certains Gastropodes ectoparasites possèdent encore des yeux, des tentacules et des otocystes, mais d'autres, sont privés d'yeux ou de tentacules et l'espèce la plus modifiée, le *Gasterosiphon* ne présente plus que des otocystes. On n'a décrit ni système nerveux ni organes des sens dans les Gastropodes endoparasites.

Les organes de reproduction seuls parmi les organes internes ne subissent pas de régression. Tandis que, chez certains Gastropodes ectoparasites, nous retrouvons des formes dioïques ayant parfois un dimorphisme sexuel bien marqué,

quelques ectoparasites (Pyramidellidées, *Pelseneeria, Stilifer sp., Stilifer sibogœ*) ainsi que le *Ctenosculum,* le *Gasterosiphon* et les Endoparasites *Entoconcha* et *Enteroxenos* sont hermaphrodites. Les Myzostomes et les Crustacés parasites nous offrent des faits analogues. Le tableau précédent (voir p. 60) montre que, parallèlement à un parasitisme de plus en plus accentué, il y a une séparation de plus en plus profonde entre les parties mâle et femelle de ces formes hermaphrodites.

Par une sorte de balancement organique en même temps que se produit la régression de la plupart des organes viscéraux, on constate, chez certains Gastropodes parasites, le développement d'organes bien particuliers, comme le *pseudopallium* et le *pseudopied.* Le pseudopied est un disque de fixation, qui ne se présente que chez les *Thyca.* Il a parfois l'aspect d'une ventouse au centre de laquelle la trompe buccale fait saillie. Le pseudopallium est une formation bien particulière des Eulimidées parasites. Chez certaines espèces, il est simplement ébauché sous la forme d'un bourrelet ou d'une collerette entourant la trompe ; chez d'autres formes, cette formation prend un très grand développement et enveloppe une grande partie de la masse viscérale ; enfin le pseudopallium du *Gasterosiphon* constitue une sorte de cloche dont la base est reliée à la trompe et dont le sommet est surmonté d'un siphon ; ce nouvel organe enveloppe ainsi complètement le tortillon viscéral. Ce grand développement du pseudopallium se retrouve chez tous les Gastropodes endoparasites où il limite une cavité centrale, véritable chambre incubatrice dans laquelle les œufs fécondés subissent les premiers stades de développement.

L'étude des Gastropodes endoparasites nous montre bien nettement la régression des organes viscéraux et la prépondérance de plus en plus grande du pseudopallium. En effet, l'*Entocolax* est pourvu d'une trompe et a encore une masse viscérale proéminente dans la cavité centrale ou cavité pseudopalléale. L'*Entoconcha* a aussi une trompe dans laquelle est localisé un rudiment de tube digestif; mais, dans la cavité centrale, on ne trouve plus qu'une faible saillie viscérale. Enfin, l'*Enteroxenos* ne possède plus ni trompe, ni tube digestif, ni masse viscérale ; son corps se réduit à un sac pseudopalléal.

La régression du tortillon viscéral a pour conséquence la migration des organes génitaux dans les nouvelles formations pseudopalléales. Dans l'*Entoconcha,* cette migration est limitée aux vésicules testiculaires qui sont localisées vers l'ouverture du pseudopallium. Pour l'*Enteroxenos*, elle intéresse les vésicules testiculaires et l'ovaire qui est logé sur le côté du sac pseudopalléal.

L'ovaire du *Ctenosculum* est aussi placé dans le bouclier pseudopalléal.

Les vésicules testiculaires d'*Entoconcha* et d'*Enteroxenos* ainsi que l'ovaire de *Ctenosculum* ne présentent aucun conduit évacuateur.

La régression de plus en plus grande du tube digestif des Entoconchidées est en relation avec le degré de l'endoparasitisme. Toutes ces espèces, qui vivent à l'intérieur de leur hôte dans un milieu nutritif tout élaboré, ont une fonction digestive de plus en plus réduite et leur nutrition a lieu surtout par endosmose à travers les parois du corps. Les *Entocolax* puisent encore leur nourriture dans la cavité générale de leur hôte, mais leur tube digestif est rudimentaire et se termine en cœcum. L'intestin de l'*E. ludwigii* présente une différenciation en œsophage et intestin hépatique ; ce dernier existe seul chez l'*E. schiemenzii.* Un semblable intestin hépatique se retrouve chez l'*Entoconcha*, mais comme la bouche vient s'ouvrir à l'intérieur d'un vaisseau sanguin de la Synapte, le courant circulatoire provoque le renouvellement du milieu nutritif dans l'intestin du

parasite. Enfin l'*Enteroxenos* ne présente plus de tube digestif ; il est réduit à un sac pseudopalléal enkysté dans une tunique péritonéale dérivée de l'hôte ; c'est donc uniquement par endosmose à travers sa paroi pseudopalléale que le parasite peut se nourrir.

La nouvelle formation pseudopalléale présente chez les Gastropodes parasites toute une série d'adaptation. Chez les Eulimidées ectoparasites, le pseudopallium apparaît comme une collerette protectrice, qui permet au parasite de conserver des relations avec l'extérieur malgré son enfoncement progressif dans les téguments de l'hôte. Déjà chez le *Megadenus* mâle et chez le *Gasterosiphon*, le pseudopallium sert aussi à limiter une cavité incubatrice où les œufs sont déposés. Chez les Gastropodes endoparasites, cette formation pseudopalléale va devenir prépondérante et servir presque uniquement de chambre incubatrice. A la suite de la disparition des organes viscéraux et du développement du pseudopallium, la forme de Gastropode parasite la plus dégradée, l'*Enteroxenos*, ne présente plus aucun vestige de l'organisation primitive d'un Gastropode et son corps est réduit à un sac pseudopalléal. A l'aide de l'anatomie comparée des autres Gastropodes parasites et surtout du *Gasterosiphon*, on peut se rendre compte exactement de l'organisation de ce curieux *Enteroxenos*, qui a plutôt les allures d'un Ver que d'un Mollusque.

L'examen des formes de Gastropodes parasites les plus dégradées, nous montre que l'adaptation au parasitisme a amené toute une série de modifications dans l'organisation primitive du Mollusque dont les plus importantes sont:

1° la régression de la plupart des organes viscéraux ;

2° le développement d'un organe spécial, le *pseudopallium*, qui sert d'organe protecteur et qui limite une cavité d'incubation ;

3° l'acquisition de l'hermaphroditisme ;

4° la localisation de plus en plus grande des glandes génitales dans le *pseudopallium*.

Certaines de ces modifications s'observent déjà, mais à un degré plus faible, chez quelques Eulimidées parasites. Nous retrouvons la plupart de ces caractères chez le *Ctenosculum ;* mais ici le pseudopallium, qui enveloppe tout le corps proprement dit, est constitué par l'extension d'un bouclier céphalique dorsal. Ce parasite, prenant encore sa nourriture à l'extérieur, présente un tube digestif pourvu d'une radula réduite à une dent unique.

Parmi les Gastropodes ectoparasites, les *Thyca* sont bien particulières avec leur nouvel organe de fixation, le pseudopied ou disque de fixation.

Quelques Eulimidées ectoparasites sont hermaphrodites et possèdent un systèm nerveux très condensé. De semblables caractères se re trouvent aussi chez des formes libres de Gastropodes, les Euthyneures, que l'on considère maintenant comme dérivés des Streptoneures. Certains Euthyneures possèdent même des expansions pédieuses spéciales qui recouvrent en partie une masse viscérale plus ou moins atrophiée. Il y a là des phénomènes de convergence qu'il serait peut-être intéressant d'étudier plus longuement.

* * *

Les figures schématiques, de 52 à 58, vont nous permettre de résumer les principales modifications anatomiques observées dans la série des Eulimidées et des Entoconchidées.

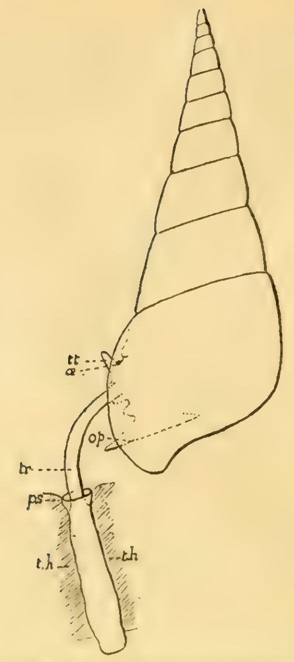


Fig. 52. — *Eulima equestris.*

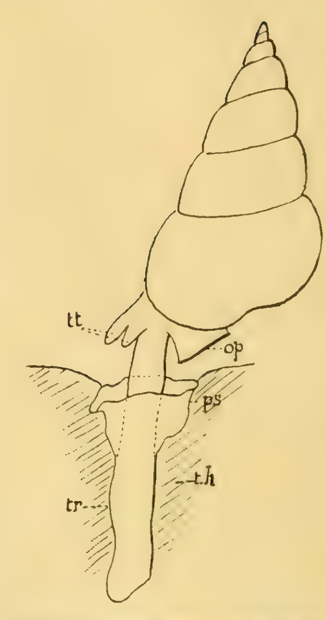


Fig. 53.— *Mucronalia palmipedis.*

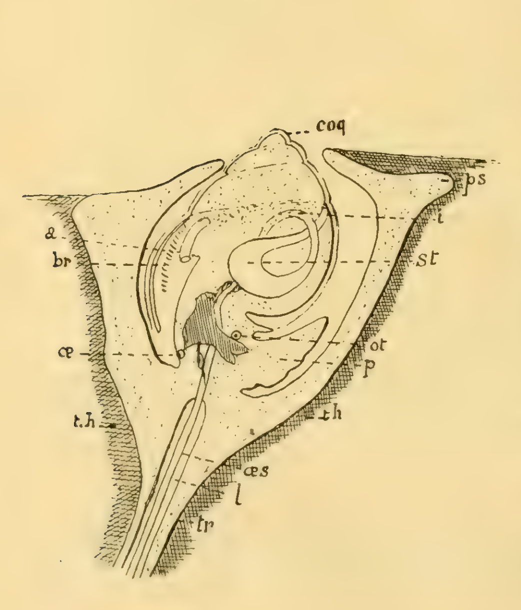


Fig. 54. — *Stilifer linckiæ.*

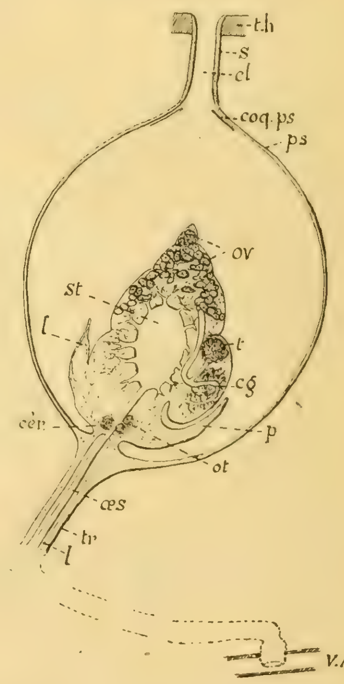


Fig. 55. — *Gasterosiphon deimatis.*

La Fig. 52 représente l'*Eulima equestris*, qui a toute l'organisation d'un Streptoneure normal, mais dont la trompe (*tr*) est très allongée. Déjà une ébauche de pseudopallium (*ps*) apparaît au point où la trompe émerge du corps

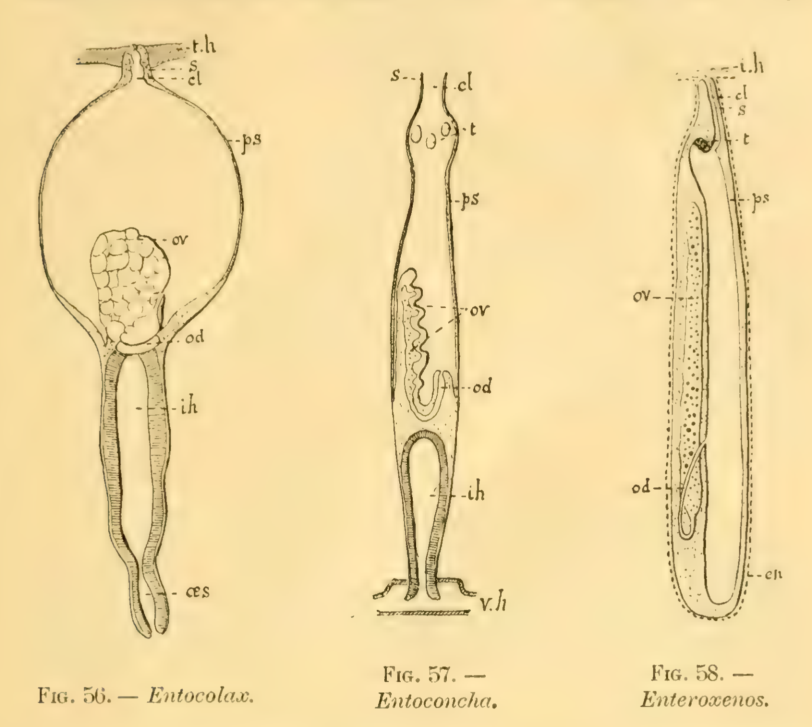


Fig. 56. — *Entocolax*. Fig. 57. — *Entoconcha*. Fig. 58. — *Enteroxenos*.

de l'hôte. Cette ébauche pseudopalléale (*ps*) prend la forme d'un entonnoir chez la *Mucronalia palmipedis* (Fig. 53) ; cette espèce a des tentacules (*tt*) mais pas d'yeux, son pied est réduit à la région supportant l'opercule (*op*). Le *Stilifer linckiæ* (Fig. 54) n'a plus que des ébauches pédieuses (*p*) mais le pseudopallium (*ps*) enveloppe tout le corps, qui est entièrement enfoncé dans les téguments de l'hôte (*th*).

Le *Gasterosiphon* (Fig. 55) est complètement enfermé dans la cavité générale de l'hôte ; il est fixé par sa trompe (*tr*) au vaisseau marginal (*vh*) de l'intestin de l'hôte ; son corps est complètement enfermé dans un pseudopallium (*ps*) dont la cavité communique avec l'extérieur par le canal du siphon (*s*). Le tortillon viscéral possède quelques tours de spire ; il renferme une vaste poche stomacale à laquelle aboutit l'œsophage (*œs*) et dont le pourtour présente de nombreux diverticules hépatiques. Au sommet du tortillon se trouve l'ovaire (*ov*) qui est pourvu d'un oviducte (*cg*) ; le dernier tour de spire renferme le testicule (*t*) et son court spermiducte.

L'*Entocolax* (Fig. 56) est lui aussi plongé dans la cavité générale de son hôte. Il est fixé aux téguments par le siphon (*s*) de sa vésicule pseudopalléale (*ps*). Dans la cavité centrale, on observe une masse irrégulière, correspondant au reste du tortillon viscéral, et à l'intérieur de laquelle se trouve l'ovaire (*ov*),

l'oviducte (*od*) et l'utérus. Le tube digestif terminé en cœcum est logé dans la trompe ; il se différencie en un œsophage (*œs*) et un intestin hépatique (*ih*).

L'*Entoconcha* (Fig. 57) est fixé par sa région buccale dans le vaisseau ventral (*vh*) de l'intestin de son hôte. La trompe renferme un intestin hépatique (*ih*), terminé en cœcum. Dans le sac pseudopalléal (*ps*) fait saillie l'ovaire (*ov*) et l'oviducte (*od*) qui constituent le seul vestige du tortillon viscéral. Les vésicules testiculaires (*t*) sont localisées dans le pseudopallium à la base du siphon (*s*).

Enfin l'*Enteroxenos* (Fig. 58) reste enveloppé dans une tunique péritonéale (*en*) de l'hôte. Il est réduit à un sac pseudopalléal (*ps*) ; la trompe et le tortillon viscéral ont complètement disparu. Les vésicules testiculaires (*t*), l'ovaire (*ov*) et son oviducte (*od*) sont logés dans le pseudopallium.

On assiste ainsi aux modifications progressives que subit l'organisation d'un Streptoneure pour arriver finalement à des formes très dégradées à apparence vermiforme. L'examen de cette série morphologique nous permet de suivre les phases de l'évolution régressive due à un parasitisme de plus en plus accentué. Il nous fournit l'une des plus belles démonstrations de dégradation parasitaire où l'on passe progressivement d'un ectoparasitisme faible à un endoparasitisme très accentué.

III. — PHYLOGÉNIE DES GASTROPODES PARASITES.

1. Origine des Gastropodes ectoparasites. — Les Gastropodes ectoparasites se rapprochant le plus des formes libres peuvent nous fournir de précieuses indications sur l'origine de ces Mollusques

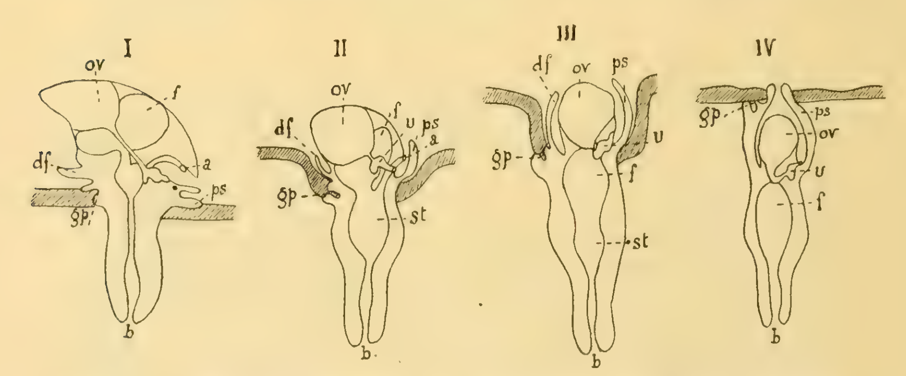


Fig. 59. — Quatre stades hypothétiques intermédiaires entre *Thyca*, *Stilifer* et *Entocolax* (d'après Schiemenz).

parasites. Leur anatomie comparée nous permet de déduire que ce sont des *Streptoneures adaptés secondairement à la vie parasitaire*.

A l'aide de quelques formes hypothétiques (Fig. 59), SCHIEMENZ (1889) faisait dériver des *Thyca* les endoparasites *Entocolax* et *Entoconcha*; dans cette descendance, il comprenait aussi les *Stilifer* et, de ce fait, il considérait tous les Gastropodes parasites comme issus d'une souche commune. Pour établir cette série unique SCHIEMENZ admettait que le pseudopallium provenait en partie du pseudopied des *Thyca*. Mais en se basant sur le développement du pseudopallium, KÜKENTHAL (1897) ne comprend dans un même phylum que les formes *Eulima*, *Mucronalia eburnea*, *Mucronalia sp.*, *Stilifer celebensis* et *Stilifer linckiæ*. KŒHLER et VANEY (1903) prolongent cette série à l'aide du *Gasterosiphon deimatis*, qui fournit un terme réel de transition entre les Gastropodes ectoparasites et les Gastropodes endoparasites.

Les découvertes récentes ont bien augmenté le nombre de genres connus de Gastropodes ectoparasites. Ceux-ci se répartissent maintenant dans les quatre groupements suivants, qui paraissent avoir chacun une origine distincte :

1° les Capulidées avec le genre *Thyca*;

2° les Pyramidellidées avec les genres *Odostomia* et *Angustispira*;

3° les Eulimidées avec les genres *Eulima*, *Pelseneeria*, *Megadenus*, *Mucronalia*, *Stilifer* et *Gasterosiphon*;

4° les Aspidobranches (?) avec le genre *Ctenosculum*.

ROSEN (1910) considère que les *Pelseneeria* d'une part et d'autre part les Stiliféridées, avec les genres *Mucronalia*, *Stilifer*, *Megadenus* et *Gasterosiphon*, ont une origine distincte et ne se rattachent pas aux Eulimidées. Nous avons exposé plus haut les raisons, qui ne nous permettent pas de nous ranger à cette opinion. Mais, quel que soit le nombre des souches primitives admises, il est certain que les *Gastropodes ectoparasites ont une origine polyphylètique.*

Les formes les plus monbreuses sont celles qui se rattachent aux Eulimidées. Leur ensemble ne constitue pas une série linéaire continue, comme semblerait le faire admettre l'étude comparée basée parfois sur un seul organe. La démonstration des modifications progressive dues à un parasitisme de plus en plus accentué ne peut se faire que par la comparaison de quelques espèces d'*Eulima*, de *Mucronalia* et de *Stilifer*. Ces formes, quoique parentes, ne dérivent pas directement les unes des autres; elles représentent simplement des stades d'adaptation progressive au parasitisme. KÜKENTHAL,

Nierstrasz, Kœhler et Vaney ont indiqué des termes de transition entre ces différents genres. Dans la discussion de la place qu'on doit attribuer au genre *Pelseneeria* dans la famille des Eulimidées, Kœhler et Vaney (1912) montrent que ce nouveau genre ne peut pas s'intercaler dans la série *Mucronalia*, *Stilifer* et *Gasterosiphon*. En effet, il n'y a pas concordance parfaite dans les modifications présentées par ses différents organes et celles que l'on observe dans les trois types précédents. Pour certains organes, le genre *Pelseneeria* offre des modifications aussi importantes que le genre *Gasterosiphon*, alors que pour d'autres il se rapproche des *Mucronalia*. La présence d'un mentum et d'une glande suprapédieuse confirme que son évolution est indépendante de celles des *Mucronalia*, *Stilifer* et *Gasterosiphon*. Le genre *Pelseneeria* occupe donc une place à part dans la famille des Eulimidées.

Ainsi dans une même famille, celle des Eulimidées, les genres exclusivement parasites ne peuvent pas se grouper en une même série linéaire. Il en est de même pour les espèces d'un même genre, c'est ce que nous avons signalé, pour les genres *Thyca*, *Mucronalia* et *Stilifer*. Ceci montre que l'adaptation au parasitisme s'est effectuée de façons très variées. Quoique le domaine Indo-pacifique ait fourni un assez grand nombre de Gastropodes parasites, les comparaisons que nous faisons sont souvent établies sur quelques exemplaires provenant de régions géographiques parfois très éloignées les unes des autres. De nouvelles recherches viendront sûrement compléter ces données et substituer parfois de nouveaux types aux formes intermédiaires précédemment établies.

2. Origine des Gastropodes endoparasites. — 1° *d'après l'anatomie comparée.* — L'anatomie comparée des Gastropodes parasites nous a permis de passer progressivement des Streptoneures typiques, comme les *Eulima*, à des espèces vermiformes, comme l'*Entocolax*, l'*Entoconcha* et l'*Enteroxenos*, profondément modifiées par l'endoparasitisme.

Cette transition se fait insensiblement à l'aide de termes de passage tels que *Mucronalia*, *Stilifer* et *Gasterosiphon*, qui appartiennent tous à la famille des Eulimidées.

Mlle Bonnevie (1902) avait déjà bien indiqué la série continue que forment les trois genres d'Entoconchidées : *Entocolax*, *Entoconcha* et *Enteroxenos*.

L'ensemble de ces Eulimidées et des Entoconchidées paraît ainsi constituer une suite continue qui montre nettement que les *Gastropodes endoparasites ne sont que des Prosobranches profondément dégradés*. Comme ces Endoparasites ne possèdent ni tortillon viscéral, ni système nerveux, leur simple étude anatomique n'aurait pas permis de faire un tel rapprochement. L'anatomie comparée basée sur l'étude des Gastropodes ectoparasites a donc servi à établir la phylogénie des Gastropodes endoparasites.

2° *d'après l'embryologie*. — L'embryologie vient-elle confirmer cette phylogénie et montrer aussi que les Gastropodes endoparasites ne sont que des Streptoneures dégradés par le parasitisme ? Pelseneer (1911) fait justement remarquer que « l'embryologie, comparée » à l'anatomie comparée, a surtout une valeur prohibitive plutôt » qu'édificatrice, en ce sens qu'elle a surtout pour résultat d'inter- » dire les spéculations dans certaines directions ».

Trouve-t-on ici dans les données embryologiques une confirmation des résultats tirés de l'anatomie comparée ?

Après les belles recherches de Mlle Bonnevie (1912), le développement de l'œuf de l'*Enteroxenos* est très bien connu. Joh. Müller (1852) et Baur (1864) ont fourni d'importantes contributions sur le développement de l'*Entoconcha* et Voigt (1888) a indiqué quelques stades de segmentation de l'œuf de l'*Entocolax*. Le début de la division de l'œuf de tous ces Gastropodes endoparasites rappelle celui observé chez les Gastropodes libres avec la formation successive de trois quartettes de micromères dérivés des macromères.

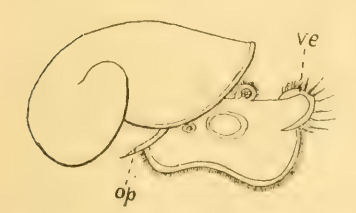


Fig. 60. — Larve d'*Entoconcha* avec sa coquille, vue de côté (d'après Baur).

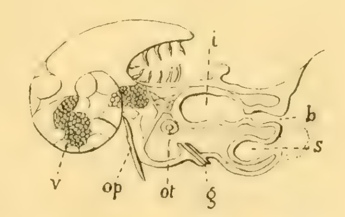


Fig. 61. — Coupe optique longitudinale dans la larve d'*Entoconcha* (d'après Baur).

Mais c'est surtout l'étude des stades larvaires qui est intéressante ; elle a déjà permis à Baur de rattacher l'*Entoconcha* aux Gastro-

podes. Pour établir ce rapprochement l'examen des larves de ces formes endoparasites est d'ailleurs très convaincant.

L'embryon vivant d'*Entoconcha* (Fig. 60), encore entouré d'une coque, est de très petite taille. Il peut se rétracter entièrement dans une coquille calcaire, tordue en spirale régulière et dont l'ouverture peut être fermée par un mince opercule discoïdal (*op*). Cette coquille est mince et fragile ; sa surface externe est lisse et sa spire dextre est composée d'un tour et demi ; le demi tour interne est peu saillant et se termine en arrondi, tandis que le tour externe est relativement large. La larve épanouie présente : une région postérieure qui, bien que logée dans les tours de spire de la coquille, est visible par suite de la transparence de l'enveloppe, et une partie antérieure saillante lui permettant d'avoir des mouvements de reptation. La région saillante est symétrique ; elle est recouverte d'un fort revêtement cilié, la partie dorsale est semi-cylindrique et porte vers le milieu deux petits prolongements arrondis faiblement pédonculés. Elle se termine, en avant, par un repli cutané ou lobe frontal (*ve*) correspondant à un velum dont le bord antérieur est muni de soies divergentes, rigides et immobiles. La partie ventrale est aplatie et une constriction transversale la découpe en deux lobes arrondis de même grandeur et placés l'un derrière l'autre ; le lobe postérieur supporte l'opercule.

La bouche (*b*, Fig. 61) est une simple ouverture arrondie, située en avant, dans une constriction transversale placée entre le lobe frontal et le lobe pédieux antérieur. A cette bouche fait suite un court intestin (*i*) terminé en cœcum. De chaque côté de l'invagination intestinale se place, sur le côté inférieur, un otocyste (*ot*) avec un otolithe arrondi. Entre les deux lobes du pied et sur le milieu de la surface pédieuse, se trouve une petite papille portant, à son sommet, l'ouverture très fine d'un canal (*g*), qui s'enfonce dans le corps et doit probablement correspondre à une glande pédieuse. Une deuxième invagination sacciforme (*s*) est placée dans le lobe pédieux antérieur et vient se loger sous l'intestin ; elle peut se dévaginer par une ouverture située à l'extrémité antérieure du corps sous la bouche et former un lobe proéminent, arrondi et vésiculeux. Quel est rôle de cet organe ? Sert-il à la fixation de la larve ?

La portion du corps larvaire, qui se maintient constamment dans la coquille, constitue une masse granuleuse (*r*) contenant en grande partie un pigment rouge-orange. Entre la partie saillante du corps

et celle qui se trouve enfermée dans la coquille, la paroi dorsale de la larve forme une duplicature, qui disparaît entièrement lorsque l'animal est complètement étalé. Chez l'animal plus ou moins rétracté, cette duplicature forme un sac largement ouvert vers l'extérieur. Cette partie de la surface du corps se présente avec des cils vibratiles disposés en rangées transversales ; elle est considérée par BAUR comme une région respiratoire.

La larve d'*Enteroxenos* (Fig. 62) est très semblable à celle d'*Entoconcha*, mais sa coquille est enroulée dans un plan et présente une symétrie bilatérale bien nette. Dans les deux larves, les formations du pied et du velum sont les mêmes; mais, chez *Enteroxenos*, il n'existe pas de soies raides sur le velum et le pied n'a pas d'appendice cilié. Dans ces deux larves, le pied est replié transversalement par le milieu et il se compose de deux lobes ; au centre de l'inflexion, se trouve une sorte de papille avec une ouverture dans laquelle on peut observer un mouvement cilié. Chez *Enteroxenos*, cette ouverture conduit dans une formation glandulaire et il est très probable qu'il en est de même chez *Entoconcha*.

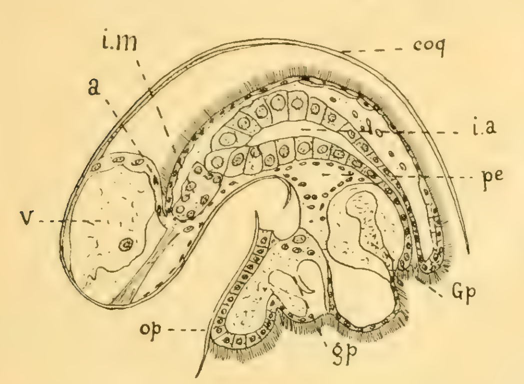


FIG. 62. — Coupe médiane et longitudinale d'une larve d'*Enteroxenos* rétractée dans sa coquille, (d'après Mlle BONNEVIE).

L'examen de l'anatomie de la larve d'*Enteroxenos* ne peut se faire que sur des coupes. L'intestin antérieur (*ia*) est constitué par une invagination ectodermique en cœcum s'étendant contre la masse vitelline des macromères (*v*) : ceux-ci donneront un intestin endodermique (*im*). Quant à l'ébauche de l'anus, elle apparaît comme une invagination (*a*) située dans la profondeur de la cavité palléale. Cette larve d'*Enteroxenos* possède deux glandes de même structure. Une grosse glande (*Gp*) est placée tout à fait derrière la bouche ; elle s'ouvre primitivement à la surface externe du corps ; mais lorsque la larve se rétractera dans sa coquille, cette partie de l'ectoderme placée autour de la bouche s'invaginera et la glande

viendra s'ouvrir dans un atrium buccal. Une ébauche glandulaire (*gp*), plus petite, se trouve dans la région postérieure du pied ; elle s'ouvre dans une dépression située au milieu du pied. Ces glandes paraissent jouer un rôle important lors de la pénétration du parasite dans l'hôte : elles ne se retrouvent plus chez les adultes. On pourrait peut-être les homologuer aux glandes pédieuses décrites chez la *Thyca stellasteris* et chez quelques Eulimidées ectoparasites. La larve d'*Enteroxenos,* comme celle d'*Entoconcha,* possède une paire d'otocystes à otolithe unique, situés de chaque côté de la base du pied.

Ainsi les deux Mollusques endoparasites, *Entoconcha* et *Enteroxenos*, dont le corps vermiforme ne rappelle en rien celui d'un Gastropode, donnent naissance à des larves véligères qui ont tous les caractères de celles de Prosobranches libres. Ces larves sont pourvues d'une coquille spiralée recouvrant un tortillon viscéral bien net, d'organes locomoteurs (velum et pied), d'organes sensoriels et d'un tube digestif. *Les données embryologiques nous amènent donc à considérer les Gastropodes endoparasites comme des Streptoneures profondément dégradés* et viennent corroborer les conclusions tirées de l'anatomie comparée.

C'est là un nouvel argument fourni par les Gastropodes en faveur du principe de Serres et de Fritz Müller, qui vient s'ajouter à ceux déjà énoncés par Pelseneer (1911). Comme ce savant le dit très justement « il ne faut voir dans la loi de récapitulation qu'une simple » formule générale susceptible de vérifications plus ou moins nom- » breuses. Elle montre, en effet, dans bien des cas, des vestiges » importants et apporte des indications précieuses ; mais vouloir » l'appliquer sans réserves, d'une façon constante, peut entraîner à de » graves erreurs, car elle peut ne pas donner toujours une image » nécessairement exacte ».

C'est ce que nous démontre la suite du développement des Gastropodes endoparasites. Leurs larves véligères, identiques à celles des Prosobranches libres, ne vont pas fournir ultérieurement toute une série de stades correspondant à ceux fournis par l'anatomie comparée et dans lesquels on assisterait à la régression progressive des organes viscéraux et au développement de plus en plus grand du pseudopallium. Mais il faut observer aussi que les conditions de vie ne restent pas les mêmes. Le stade véligère peut devenir libre et servir à la dissémination de l'espèce ; c'est sous cette forme que se

fera la pénétration dans un nouvel hôte. A partir de son entrée dans ce nouvel hôte, la larve va se transformer en un parasite interne. Cette nouvelle adaptation a eu un retentissement profond sur le développement ultérieur.

Dans l'embryologie des Gastropodes endoparasites, il est nécessaire de tenir compte de deux sortes de caractères : les caractères héréditaires et les caractères d'adaptation à l'endoparasitisme. Les premiers s'observent très nettement dès le début du développement de l'œuf et surtout dans la larve véligère ; les seconds deviennent prépondérants dans les stades ultérieurs.

IV. — MODES DE PÉNÉTRATION DES GASTROPODES PARASITES DANS LEURS HOTES.

Les Gastropodes nettement ectoparasites, après fixation à la surface externe des téguments de leur hôte, s'y enfoncent plus ou moins profondément. Le mode de fixation et l'importance de la pénétration présentent de nombreuses variations.

Les *Thyca* sont fixées à l'aide de leur pseudopied ou disque de fixation qui s'introduit dans le tissu dermique après destruction de l'épiderme (Fig. 9).

Les Eulimidées (Fig. 52) et les Pyramidellidées parasites enfoncent leur trompe plus ou moins profondément dans les tissus de leurs hôtes. Chez les *Pelseneeria*, que nous avons étudiées, l'extrémité inférieure de la trompe massive pénètre légèrement dans le tissu conjonctif chargé de pièces calcaires et son pourtour se trouve encastré entre les bords relevés de l'épiderme de l'Oursin (*ép*, Fig. 19). Avec la série des espèces de *Mucronalia* (Fig. 53) et de *Stilifer* (Fig. 54), on assiste à l'enfoncement progressif du parasite dans les tissus de l'hôte qui vont constituer, autour du pseudopallium de plus en plus développé, une sorte de tumeur au sommet de laquelle émerge encore l'apex de la coquille.

Il est très probable que le *Gasterosiphon* a pénétré de même par la voie tégumentaire ; ici toute la masse viscérale du parasite est plongée dans la cavité générale de l'hôte ; l'extrémité de la trompe s'est fixée dans le vaisseau marginal de l'intestin (Fig. 55) ; quant au pseudopallium, il a pris un très grand développement, il recouvre

complètement le tortillon viscéral ; la cavité qu'il délimite reste en relation avec l'extérieur au moyen d'un siphon. Il en est de même des *Entocolax* dont tout le corps est suspendu dans la cavité générale de l'hôte et reste relié aux téguments de l'Holothurie par un bouton de fixation (Fig. 56). Ce dernier organe doit être homologué au siphon du *Gasterosiphon* car, chez l'*Entocolax schiemenzii*, il peut être encore en relation avec l'extérieur, mais son ouverture tend à s'oblitérer ; chez l'*E. Ludwigii* la communication avec l'extérieur est interrompue et le bouton de fixation est placé dans la partie profonde des téguments de l'hôte.

Ainsi pour tous les Gastropodes ectoparasites, pour le Gasterosiphon *et pour l'endoparasite* Entocolax, *la pénétration a lieu par la voie cutanée ou tégumentaire.*

Cette pénétration est si profonde pour le *Gasterosiphon* et l'*Entocolax* que toute leur masse viscérale est plongée dans la cavité générale de l'hôte et n'est plus reliée aux téguments que par un siphon pseudopalléal (*s*) dont l'ouverture peut parfois s'oblitérer.

A quel moment du développement du parasite s'est effectuée la fixation, puis la pénétration dans l'hôte ? Les *Pelseneeria* ont leur ponte agglutinée disposée entre les piquants de l'Oursin ; les œufs vont subir là tout leur développement. Les individus adultes, d'ailleurs comme ceux de *Thyca*, peuvent se déplacer et se fixer en différents points d'un même hôte. Les formes profondément invaginées comme le *Gasterosiphon* et l'*Entocolax* une fois fixées ne peuvent plus se déplacer et il est très probable que leur pénétration dans l'hôte a dû se faire immédiatement après la fixation de leur larve libre sur les téguments de l'hôte.

Entraîné par les analogies existant entre les Gastropodes ectoparasites et les Gastropodes endoparasites, Schiemenz (1889) admit que l'*Entoconcha* devait pénétrer comme l'*Entocolax* à travers les téguments de la Synapte au moment où celle-ci, ayant terminé sa métamorphose, se disposait sur les fonds sableux de la mer. Son opinion était basée sur la découverte par J. Müller (1852) d'une Synapte renfermant trois *Entoconcha*. Deux de ces parasites avaient le corps tendu entre la portion antérieure du tube digestif et la paroi du corps de l'hôte ; l'une des extrémités était fixée à l'intestin, tandis que l'autre s'enfonçait dans les téguments céphaliques. Le troisième parasite était seulement implanté dans les téguments de la région céphalique de la Synapte. Comme ce troisième individu était de plus

petite taille que les autres, SCHIEMENZ pensa que la fixation tégumentaire était primordiale et qu'il y avait une grande analogie avec ce que l'on observait chez *Entocolax*. Or, BAUR (1864) considère cette fixation céphalique ou tégumentaire d'*Entoconcha* comme tout à fait exceptionnelle : ces parasites sont généralement implantés dans une région déterminée du tube digestif.

Une semblable localisation des parasites sur une région déterminée de l'intestin de l'hôte se retrouve pour l'*Enteroxenos*. Mlle BONNEVIE (1912) observe que les divers exemplaires de cet endoparasite sont presque toujours fixés vers la région la plus antérieure du tube digestif de l'Holothurie ; pourtant on en trouve parfois qui sont fixés vers les ouvertures génitale et cloacale. Les stades les plus jeunes d'*Enteroxenos* (*p*, Fig. 63) sont inclus dans la paroi intestinale et sont situés sous l'épithélium intestinal (*ep*) et non vers l'endothélium (*en*) de la cavité générale. Ce n'est que plus tard, au cours de leur évolution, qu'ils viennent faire de plus en plus saillie dans la cavité générale. Cette disposition des plus jeunes stades ne permet pas d'admettre l'auto-infection à travers la cavité générale de l'hôte. La localisation des parasites vers les ouvertures intestinales et génitales prouve que les larves d'*Enteroxenos*, arrivant du dehors, ont pénétré dans un nouvel hôte par ces ouvertures et plus spécialement par la bouche et la voie digestive.

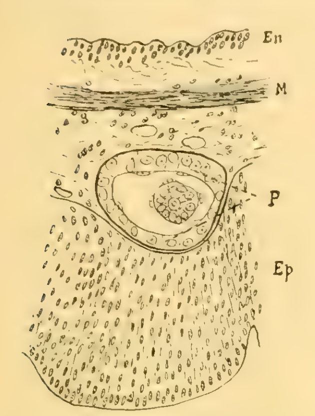


FIG. 63. — Très jeune stade d'*Enteroxenos* inclus dans la paroi intestinale d'un *Stichopus tremulus* (d'après Melle BONNEVIE).

Il est très probable que pour cette espèce profondément dégradée par l'endoparasitisme l'infection se fait de la façon suivante : les *Enteroxenos* adultes réduits à de véritables sacs remplis de larves sont rejetés hors de leur hôte au moment où celui-ci expulse la majeure partie de ses viscères ; leurs téguments vont éclater ou se désagréger et les larves devenues libres vont se répandre alors à l'extérieur ; elles pourront ensuite infester un nouveau *Stichopus* en pénétrant généralement par l'ouverture buccale, parfois aussi par les ouvertures cloacale et génitale. La larve véligère doit subir

une métamorphose à l'intérieur de son hôte. Peu de temps après leur pénétration à travers l'épithélium intestinal, les parasites très jeunes produisent à peine un petit épaississement de l'intestin, aussi doivent-ils être recherchés dans les coupes transversales du tube digestif du *Stichopus*. On les observe souvent par groupes de cinq ou six ; tous les individus d'un même groupe sont à peu près au même stade et à leur voisinage l'épithélium intestinal est plus ou moins désagrégé. Ce groupement des parasites semble indiquer que les larves pénètrent en étant encore assemblées comme dans la ponte.

Il est très probable que le mode de pénétration de l'*Entoconcha* doit être le même que celui que nous venons de décrire pour l'*Enteroxenos*. Baur pense qu'il existe une relation entre la taille de la Synapte et celle de l'*Entoconcha*, car les plus gros parasites se trouvent dans les Synaptes de grande taille. Il émet l'hypothèse que l'hôte et le parasite évoluent simultanément et que la pénétration doit se faire chez de jeunes Synaptes.

Il semble donc probable que l'*Entoconcha* et l'*Enteroxenos* *pénètrent dans leur hôte généralement par la voie intestinale.*

De telle sorte que les Gastropodes endoparasites présentent deux modes de pénétration : l'*Entocolax* pénètre par la voie cutanée ou tégumentaire, tandis que l'*Enteroxenos* et l'*Entoconcha* infestent leurs hôtes généralement par la voie intestinale.

On retrouve ces deux modes de pénétration chez les larves de Diptères parasites. Ainsi la plupart des larves de Tachinaires pénètrent dans leur hôte par la voie cutanée, mais celles d'une Tachinaire du ver à soie, *Crossocosmia* (*Ugimyia*) *sericariœ*, passent à travers l'intestin de la chenille. Comme nous avons pu le vérifier [Vaney (1911)], cette pénétration par la voie digestive s'observe aussi chez l'Hypoderme du bœuf.

Mlle Bonnevie a pu suivre le développement postembryonnaire d'*Enteroxenos*. Les stades les plus jeunes de cet endoparasite sont sphériques et inclus dans la paroi intestinale du *Stichopus*. Ils sont constitués par deux couches cellulaires concentriques séparées l'une de l'autre par un grand espace renfermant quelques cellules disséminées. La couche externe représente la couche épithéliale du tégument, la couche interne limite la cavité centrale et le canal cilié. Cette cavité interne est d'abord très petite mais elle va s'accroître au cours du développement. Ainsi à une larve véligère libre, à organi-

sation assez complexe, fait suite un stade larvaire endoparasite à structure bien plus simple. Des faits de même ordre se retrouvent chez les Rhizocéphales et chez les Monstrillides.

A un stade plus avancé, l'*Enteroxenos* fait saillie hors de la paroi intestinale sous la forme d'un appendice de 0,5 mm. de longueur. La plus grande partie de la cavité interne n'est pas différenciée, cependant à l'extrémité opposée à la lumière intestinale de l'hôte on observe un petit canal à extrémité aveugle qui est l'ébauche du canal cilié. Le parasite est enveloppé par l'endothélium de l'intestin de l'Holothurie doublé par une mince couche de tissu conjonctif.

Quand le parasite atteint 1 mm., son canal cilié est bien développé mais est disposé excentriquement. L'ovaire et l'oviducte sont déjà formés. Une ébauche de testicule apparaît chez un individu de 1 mm. 5. Un *Enteroxenos* de 3 mm. a déjà l'ébauche de tous ses organes et son canal cilié vient s'ouvrir à l'extérieur.

Ce développement est très condensé et ne permet pas de se rendre compte de l'origine de la cavité centrale et du canal cilié par rapport aux organes de la larve véligère. Il ne fournit aucune donnée sur les affinités entre l'*Enteroxenos* et les autres Gastropodes parasites. Cette dégradation de l'organisme primitif de Gastropode, que l'on observe même chez des stades très jeunes d'*Enteroxenos*, est en relation avec un endoparasitisme très accentué et est analogue à ce que l'on trouve chez d'autres parasites.

V. — ACTION DES GASTROPODES PARASITES SUR LEURS HOTES.

Le retentissement des Gastropodes parasites sur l'organisation de leur hôte est une question qui a peu retenu l'attention des observateurs. Cependant dans certains cas cette action est bien marquée. Ainsi le *Ctenosculum* et beaucoup de *Stilifer* produisent de véritables galles animales ou *zoothylacies* sur les Echinodermes qu'ils parasitent. Il semble qu'il y ait eu là prolifération des tissus autour du parasite à mesure que celui-ci s'enfonçait dans les téguments de l'hôte. C'est aussi par une réaction analogue de l'hôte que se forme l'enveloppe péritonéale qui entoure complètement le corps de l'*Enteroxenos*. D'après NIERSTRASZ le *Stilifer sp*? refoule devant

sa trompe les téguments de l'*Aspidodiadema* qu'il parasite. En face de son ouverture buccale, l'épithélium de l'hôte se plisse fortement, paraît proliférer et donner des amas de cellules épithéliales disposées sur un péritoine intact.

Kœhler et Vaney ont signalé toute une série de modifications dues à l'action de Gastropodes parasites sur leur hôte. *Thyca stellasteris* et les *Pelseneeria* décrites par eux détruisent simplement l'épithélium externe de leur hôte et enfoncent leur pseudopied ou leur trompe plus ou moins profondément dans le tissu dermique (Fig. 9 et 19). Des restes de l'épiderme détruit viennent s'appliquer contre le pourtour de ces organes. Les *Deima blakei* parasités par le *Gasterosiphon* présentent de nombreuses brides mésentériques tendues entre la trompe du Gastropode et la face interne de leurs téguments. Mais les modifications les plus démonstratives sont celles que l'on observe sur les plaques marginales de certains *Stellaster equestris* parasités par l'*Eulima equestris*. Une de ces Étoiles de mer présentait sur le rebord des plaques marginales une dépression assez profonde pour que l'*Eulima* puisse s'y enfoncer jusqu'au niveau du dernier tour de spire (Fig. 64).

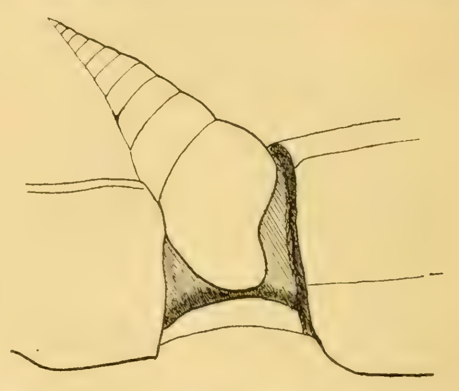


Fig. 64. — *Eulima equestris* fixée sur un *Stellaster* et logée dans une dépression résultant de l'atrophie des plaques marginales correspondantes.

Sur la face ventrale d'un autre *Stellaster* étaient fixées deux *Eulima* (Fig. 65). Au voisinage de l'insertion d'un premier parasite deux plaques marginales ventrales font défaut, et un peu plus loin, se montre le deuxième parasite, qui a déterminé la disparition à la fois des plaques marginales dorsale et ventrale.

Comme toutes ces modifications n'existent qu'au voisinage du parasite, on peut être autorisé à les lui attribuer. Il est très probable que les *Eulima* ont dû se fixer de très bonne heure sur leur hôte et bien avant que les plaques marginales aient atteint leur taille définitive : la présence du parasite a ainsi empêché le développement

normal de ces pièces calcaires. On ne peut guère expliquer que de cette façon l'absence de quelques plaques marginales vers l'inser-

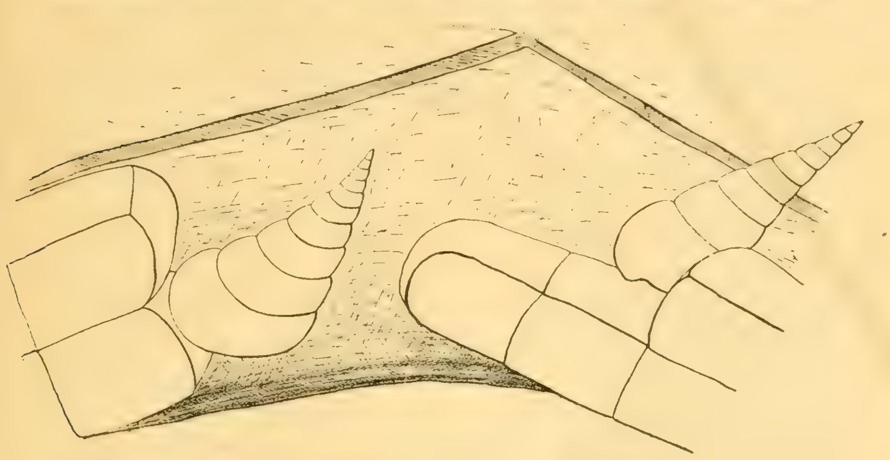


Fig. 65. — Deux *Eulima equestris* fixées sur un *Stellaster* et ayant provoqué l'atrophie d'un certain nombre de plaques marginales.

tion des *Eulima*. L'érosion qu'aurait pu provoquer le Gastéropode serait moins étendue et il n'est pas possible de soutenir l'hypothèse que le parasite fixé sur un *Stellaster* déjà développé aurait détruit certaines plaques par l'action corrodante d'une sécrétion parce que l'*Eulima equestris* ne possède pas de glandes salivaires.

POST-SCRIPTUM.

Genre : *Asterophila* Randall et Heath.

Mlle Randall et M. Heath (1912) viennent de décrire sous le nom d'*Asterophila* un nouveau genre de Gastropode endoparasite. L'espèce unique de ce genre, l'*Asterophila japonica*, parasite des *Pedicellaster* recueillis par l'« Albatross », en 1906, à 150-163 brasses de profondeur dans la mer du Japon, au large des côtes de Corée. Un *Pedicellaster* renfermait trois de ces parasites, tandis que trois autres de ces Stellérides n'en présentaient chacun qu'un seul exemplaire.

Ces *Asterophila* sont situées dans la cavité générale du bras de l'Etoile de mer et sont fixées à la paroi du corps, vers la région

probablement à un estomac hépatique comparable à celui que nous avons observé chez le *Gasterosiphon* et comme chez cette espèce il n'existe ni rectum ni anus. Par contre, l'*Asterophila* possède un cœur et un rein.

Le cœur est situé à droite ; il est constitué par un ventricule et une oreillette. On observe des sinus sanguins autour du foie et des glandes génitales, dans la région céphalique et à l'intérieur du pseudopallium. Il n'existe pas de branchie mais, grâce à sa structure, le pseudopallium doit jouer un rôle important au point de vue de la respiration.

La néphridie s'étend sur la partie antérieure et du côté droit de la masse viscérale ; elle renferme des cellules vacuolisées. Son pore excréteur s'ouvre immédiatement au-dessous du bord du manteau.

Le système nerveux se compose d'une masse correspondant au ganglion cérébro-palléal qui est reliée au ganglion pédieux. Des connectifs buccaux s'étendent le long du pharynx et aboutissent à des ganglions buccaux inclus dans les glandes salivaires. Ces ganglions buccaux sont réunis l'un à l'autre par une commissure. Comme chez le *Gasterosiphon*, les otocystes sont les seuls organes des sens qui aient été observés.

Quoique M[lle] Randall et M. Heath aient trouvé des spermatozoïdes dans le réceptacle séminal d'*Asterophila*, ils n'ont pas vu nettement des éléments séminaux dans les follicules ovariens ; de telle sorte qu'ils ne peuvent affirmer si ce Gastropode endoparasite est réellement hermaphrodite. L'ovaire occupe la moitié de la masse viscérale ; il est constitué par de nombreux follicules qui aboutissent à une chambre commune se prolongeant peu à peu en un oviducte. Celui-ci présente deux régions glandulaires et une partie différenciée en un réceptacle séminal.

La cavité pseudopalléale peut être occupée par de nombreux embryons qui en distendent la paroi et peuvent amener la rupture non seulement du pseudopallium mais encore de la paroi du corps de l'hôte. C'est probablement par de telles fissures, très rapidement cicatrisées, que se fait le rejet périodique des embryons. Il est regrettable que les auteurs n'aient pas fourni quelques indications sur l'organisation des stades larvaires qu'ils ont observés.

M[lle] Randall et M. Heath trouvent quelques ressemblances entre l'*Asterophila* et le *Ctenosculum*, surtout au point de vue de la disposition de l'enveloppe pseudopalléale. Cependant l'*Asterophila*,

ambulacraire, à l'aide de cordons de tissu conjonctif. Leur bouche, ainsi que le pore excréteur et l'ouverture génitale, s'ouvrent dans le cœlome du *Pedicellaster* et n'ont aucune relation avec l'extérieur. *Cette espèce est donc nettement endoparasite.*

L'*Asterophila* est aplatie d'avant en arrière ; elle ressemble à une fève dont la grosseur varie de 2 à 20 mm., à son hile se trouve la bouche, qui vient s'ouvrir au sommet d'une petite papille. Le corps proprement dit est enveloppé par une sorte de pseudopallium mince et transparent à travers lequel on peut observer les mouvements des embryons enfermés dans la cavité pseudopalléale. Cette enveloppe protectrice paraît provenir d'une expansion du mufle ; elle s'est développée vers le haut pour s'infléchir ensuite et venir entourer presque complètement tout l'animal. Celui-ci possède un pied peu saillant, qui apparaît comme un repli conique limité par un épithélium de plus grande épaisseur que celui qui recouvre le reste du corps. L' *Asterophila* a un manteau rudimentaire, surtout bien marqué chez les plus petits exemplaires. Les cellules limitant la cavité palléale sont ciliées et prennent fortement les colorants.

Ce nouveau genre ne possède pas de radula. Son appareil digestif offre une grande analogie avec celui du *Gasterosiphon*, mais il possède des glandes salivaires ventrales. Il se compose d'un tube pharyngien à parois musculaires plongé presque complètement dans un sinus sanguin céphalique ; ce pharynx aboutit à une grande cavité limitée par un épithélium glandulaire et occupant une grande partie de la masse viscérale. Cette portion du tube digestif correspond très quoique endoparasite, possède encore un pied rudimentaire et un cœur normal qui font défaut au *Ctenosculum* ; il paraît ainsi moins modifié que cette dernière espèce, dont la parasitisme est pourtant peu prononcé. Il est probable que la similitude de l'appareil digestif du *Gasterosiphon* et de l'*Asterophila* est le résultat de phénomènes de convergence. L'*Asterophila* occupe une place bien spéciale dans les Gastropodes endoparasites car, parmi ceux-ci, c'est la seule forme ayant un cœur, un système nerveux bien développé et un rudiment de pied. Il ne peut pas être rapporté à la série des Eulimidées et des Entoconchidées. Ce nouveau genre montre donc que les Gastropodes endoparasites, tout comme les Gastropodes ectoparasites, ont une origine polyphylétique.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

1853-55. ADAMS (H. et A.). — Genera of recent Mollusca.

1907. BARTSCH (P.).— A new parasitic Mollusk of the genus *Eulima*. *Proceedings of the United States national Museum*, vol. XXXII, p. 555, pl. III.

1909. BARTSCH (P.). — *Eulima capillastericola*, nov. sp. *Vidensk. Medd. f. Naturhist. Forening.* Copenhague, 1909, p. 196.

1864. BAUR (A.). — Beiträge zur Naturgeschichte der *Synapta digitata*. Die Eingeweideschnecke (*Helicosyrinx parasita*) in der Leibeshöhle der *Synapta digitata*. *Nova Acta Acad. Leop. Carol.*, vol. XXXI, 1864.

1902. BONNEVIE (Kristine). — *Enteroxenos östergreni*, ein neuer, in Holothurien Schmarotzender Gastropode. *Zool. Jahrb., Abth. f. Anat.*, Bd. 15 (1902), pp. 731-792, Taf. 37-41 et 6 Text fig.

1904. BONNEVIE (K.). — Zur Kenntnis der Spermiogenèse bei den Gastropoden (*Enteroxenos östergreni*). Biol. Centralbl. Bd. XXIV.

1906. BONNEVIE (K.). — Untersuchungen über Keimzellen. I. Beobachtungen an den Keimzellen von *Enteroxenos östergreni*. *Jenaische Zeitschr. f. Naturw.*, 41 Bd, p. 229-428, 10 Figg. T. 16-23.

1864. FISCHER (P.). — Monographie des genres *Stylifer* et *Entoconcha*. *Journal de Conchyliologie*, vol. XII, 1864, p. 91.

1865. FISCHER (P.). — Note sur le genre *Entoconcha* de Müller. *Journal de Conchyliologie*, vol. XIII, 1865, p. 9.

1910. HEATH (Harold). — A new genus of parasitic Gastropods. *Biological Bulletin*, vol. XVIII, p. 99.

1900. HESCHELER (K.). — *Mollusca* (Lehrbuch der Vergl. Anatom. d. wirbellosen Thiere, von A. Lang.), Jéna, 1900.

1864. JEFFREYS. — Remarks on Stilifer, a genus of quasiparasitic Molluscs. *Ann. Mag. nat. Hist.*, 1864.

1903. KŒHLER (R.) et VANEY (C.). — *Entosiphon deimatis*. *Revue Suisse de Zoologie*, t. 11, 1903, p. 23.
[*Gasterosiphon deimatis* in : *Holothuries recueillies par l'« Investigator » dans l'Océan Indien*. I. Holothuries de mer profonde, 1905, p. 56].

1908. KŒHLER (R.) et VANEY (C.). — Description d'un nouveau genre de Prosobranches parasite sur certains Echinides (*Pelseneeria*, nov. gen.). *Bull. Inst. Océanographique*, nº 118, 30 mai 1908.

1912. KŒHLER (R.) et VANEY (C.). — Nouvelles formes de Gastéropodes ectoparasites. *Bull. Scient.*, 7e s., t. XLVI, p. 192.

1897. KÜKENTHAL (W.). — Parasitische Schnecken. *Abh. Senckenb. Ges.*, XXIV, p. 1-6, pl. I-III.

1901. DE LACAZE-DUTHIERS (H.). — Système nerveux du Cabochon, *Capulus hungaricus*. *Arch. Zool. Exp.* (3), t. 9, 1901, p. 43.

1897. Ludwig (H.). — Eine neue Schlauchschnecke aus der Leibeshöhle einer antarktischen Chiridota. *Zool. Anz.*, Bd. 20, 1897, p. 248.

1852. Müller (Joh.). — Ueber die Erzeugung von Schnecken in Holothurien. *Arch. Anat. Physiol.*, 1852, p. 127.

1852. Müller (Translat.). — Upon the development of Mollusks in Holothurie. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, vol. IX, 2e série.

1853. Müller (Joh.). — Ueber *Synapta digitata und* über die Erzeugung von Schnecken in Holothurien, Berlin, 1852.

1889. Pelseneer (P.). — Mollusques déformés par le parasitisme. *Procès-verbaux des séances de la Soc. roy. Malacol. Belg.*, (1889), p. 103.

1896. Pelseneer (P.). — Hermaphroditisme chez les Mollusques. *Arch. de Biologie,* 1896.

1902. Pelseneer (P.). — Sur l'exagération du dimorphisme sexuel chez un Gastropode marin. *Journal de Conchyliologie,* vol. 4, 1902, p. 41.

1906. Pelseneer (P.). — *Mollusca,* in A Treatise in Zoology by G. Ray Lankester, Part. V.

1911. Pelseneer (P.). — Recherches sur l'embryologie des Gastropodes. *Mém. Ac. roy. Belgique,* 2e s., t. III.

1912. Pelseneer (P.). — Deux Mollusques parasites de Mollusques. *Zool. Jahrb.* Suppl. XV, Bd. 1, p. 479.

1912. Randaal (Joséphine) et Heath (H.). — *Asterophila.* A new Genus of parasitic Gastropods. *Biological Bulletin,* vol. XXII, p. 98.

1910. Rosen (Nils). — Zur Kenntniss der parasitischen Schnecken. Lund, 1910.

1885. Sarasin (P. et F.). — Ueber zwei parasitische Schnecken. *Zool. Anz.*, IX, p. 19.

1884-86. Sarasin (P. et F.). — Ueber zwei parasitische Schnecken. *Ergebn. naturw. Forschungr. Ceylon,* 1884-1886, Bd. 1.

1889. Schiemenz (P.). — Parasitische Schnecken. *Biol. Centralbl.,* Bd. 9, 1889.

1909. Schepman (M.) et Nierstrasz (H. F.). — Parasitische Prosobranchier der Siboga Expedition, Leiden.

1880. Semper (C.). — Die natürlichen Existenzbedingungen der Thiere.

1895. Simroth. — Mollusca. Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. Bd. III, 1895 jusqu'à présent.

Vaney (C.). — Voir Kœhler (R.) et Vaney (C.).

1911. Vaney (C.). — Recherches sur le développement de l'Hypoderme du bœuf. (*Hypoderma bovis* de Geer). *C. R. Ac. Sc. Paris,* 30 janvier 1911.

1891. Voeltzkow (A.). — *Entovalva mirabilis*, Nachtrag. *Zool. Jahrb. Abth. f. Syst.*, Bd. 5, p. 626.

1888. Voigt (W.). — *Entocolax ludwigii*, ein neuer seltsamer Parasit aus einer Holothurie. *Zeitsch. f. w. Zool.*, Bd. 47, p. 658.

1901. Voigt (W.). — *Entocolax schiemenzii. Zool. Anz.*, Bd. 24, p. 285.

Lille Imp. L. Danel

A partir du Tome XLIV (1910), chaque fascicule du Bulletin Scientifique se compose de deux parties :

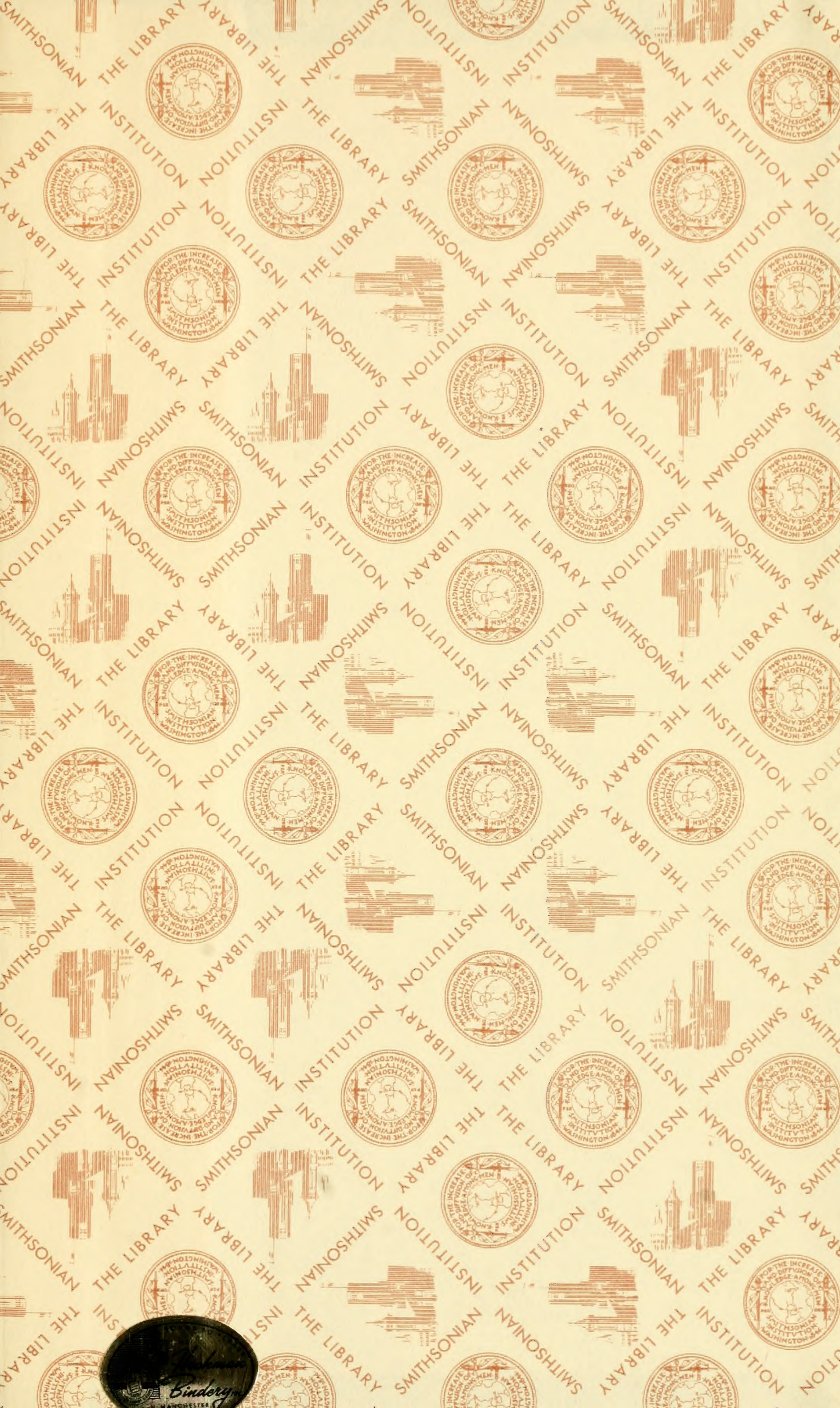
1° *Des mémoires originaux.*

2° *Des analyses des principaux travaux récemment parus relatifs à l'évolution sous le titre de* « **Bibliographia evolutionis** ».



SOMMAIRE DU FASCICULE I (t. XLVII).


THE LIBRARY
SMITHSONIAN INSTITUTION
FOR THE INCREASE AND DIFFUSION OF KNOWLEDGE AMONG MEN
SMITHSONIAN INSTITUTION WASHINGTON 1846


THE LIBRARY
SMITHSONIAN INSTITUTION
FOR THE INCREASE AND DIFFUSION OF KNOWLEDGE AMONG MEN
SMITHSONIAN INSTITUTION WASHINGTON 1846
Bindery